SHOUT
SHARE
IT

590.543

47

4

772
N.M.

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg
Professor a. d. Universität zu Göttingen

18

Zweiundsiebzigster Band

Mit 39 Tafeln, 90 Figuren und 3 Schemata im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1902.

172286

590.543
.Z47

Inhalt des zweiundsiebzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 4. Juli 1902.

Seite
Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration bei Turbellarien. Von Eugen Schultz. (Mit Taf. I u. II.) 1
Über specifische Strukturen der nervösen Centralorgane. Von Em. Rádl. (Mit Taf. III—V.) 31
Zur Kenntnis der natürlichen Theilung von Chaetogaster diaphanus. Von Hermann Wetzel. (Mit Taf. VI u. VII u. 13 Fig. im Text.) . . . 100
Über die oberflächlichen Nervenkerne im Marke der Vögel und Reptilien. Von A. Kölliker. (Mit Taf. VIII—XII.) 126
Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte des Polystomum integerrimum Rud. Von Richard Goldschmidt. (Mit 11 Figuren im Text.) 180

Zweites und drittes Heft.

Ausgegeben den 16. September 1902.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. I. Die Entwicklung von Ammothea echinata Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform. Von Johannes Meisenheimer. (Mit Taf. XIII—XVII u. 12 Fig. im Text.) 191
Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Von Joh. Thiele. (Mit Taf. XVIII—XXVII u. 21 Fig. im Text.) 249
Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von Amia und Lepidosteus. Von K. E. Schreiner. (Mit Taf. XXVIII u. XXIX, 17 Fig. u. 3 Schemata im Text.) 467
Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Clepsine. Von Otto Bürger. (Mit Taf. XXX—XXXII.) . . . 525

Seite

Viertes Heft.

Ausgegeben den 10. Oktober 1902.

Zur Kenntnis der Tricladenaugen und der Anatomie von Polycladus gayi. Von Adele Therese Schmidt. (Mit Taf. XXXIII u. XXXIV.) . . 545
Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VIII. Weitere Thatsachen. Allgemeines. Von Richard Hesse. (Mit Taf. XXXV u. 7 Figuren im Text.) 565
Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus. Von R. Wolfg. Hoffmann. (Mit Taf. XXXVI—XXXVIII u. 12 Fig. im Text.) 657
Über die Anatomie und Zwittrigkeit der Cucumaria laevigata. Von August Ackermann. (Mit Taf. XXXIX u. 8 Fig. im Text.) 721

Aus dem Gebiete der Regeneration.

II. Über die Regeneration bei Turbellarien.

Von

Eugen Schultz.

Mit Tafel I und II.

Trotzdem eine ganze Reihe von Arbeiten über die Regeneration von Tricladen vorliegt, und neuerdings auch von R. MONTI die Polycladen in den Kreis der Beobachtung gezogen worden sind, so berührten sonderbarer Weise diese Arbeiten die Frage der Organogenese fast gar nicht. Die allgemeinen »entwicklungsmechanischen« Fragen, welche MORGAN, VOIGT, VAN DUYNE u. A. an regenerirenden Turbellarien lösten, erforderten nach der Meinung dieser Beobachter kein »Färben und Schneiden«; ob mit Recht sollen wir weiter unten sehen.

A. Tricladen (Taf. I).

Als Untersuchungsobjekt diente mir hauptsächlich *Dendrocoelum lacteum*, daneben wurde zur Kontrolle auch *Planaria torva* herbeigezogen. Beide Arten lebten bei mir in Aquarien mit dürren Blättern den Winter hindurch.

Die Thiere wurden zum Zwecke der Regeneration immer zwischen Pharynx und Geschlechtsapparat, oder vor dem Pharynx durchschnitten, so dass einerseits die hintere Hälfte: Geschlechtsapparat, hintere Darmäste und Nervensystem, andererseits vorderer Darmast, Augen, Gehirn und Pharynx regenerirt wurden. Da aber die Regeneration der vorderen Körperhälfte aus hinter dem Pharynx durchschnittenen Exemplaren sehr langsam vor sich ging, so zog ich es vor, die vordere Körperhälfte aus solchen Theilen zu erzielen, die vor dem Pharynx durchschnitten waren. Die Folge davon aber war, dass die Regeneration des Pharynx selbst von mir nicht genau untersucht werden konnte.

Die Regeneration ging sehr ungleich in ihrer Schnelligkeit vor sich, und an ein und demselben Tage an denselben Stellen operirte Thiere waren z. B. nach einer Woche auf den verschiedensten Stadien der Regeneration anzutreffen. Wahrscheinlich spielt hier auch der Charakter der Verwundung eine große Rolle und ob eine Verunreinigung der Wunde vorliegt oder nicht. Die Regeneration der hinteren Körperhälfte ging schneller, als die der vorderen vor sich. Neue Augen waren oft schon nach Verlauf einer Woche zu entdecken, die Nervenstämme regenerirten auch schnell, langsamer vollzog sich die Regeneration der Copulationsorgane, noch langsamer die Regeneration der Testicula; die Regeneration der Ovarien konnte ich überhaupt nicht beobachten.

Ich habe mein Augenmerk besonders auf die morphogenetischen Vorgänge gerichtet und den äußeren Missbildungen und Heteromorphosen, die sich leicht aus einem so plastischen Materiale, wie eine Planaria es ist, herstellen lassen, nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Ich will nur hier erwähnen, dass die Regeneration der vorderen Körperhälfte oft ganz unterblieb. Es geschah dieses durchaus nicht aus irgend einem »inneren« Grunde, wie man es leicht geneigt wäre zu glauben, denn viele *Dendrocoelum* ergaben gute Regenerate. Die Regeneration unterblieb hier, wie es sich bei näherer Untersuchung erwies, aus folgendem Grunde: die Wundränder der durchschnittenen Exemplare zogen sich von der Seite zur Mitte zu zusammen, und verwuchsen endlich so, dass das mediane Stück, welches den Kopf regeneriren sollte, nun in die Mitte hineingezogen wurde und hier, von Parenchym umgeben, wahrscheinlich ohne Entwicklungsreize zu erhalten, keine Organe weiter regenerirte. Nach vielen Wochen kam es dann höchstens zur Bildung eines Zipfels, der weder Nerven noch Augen enthielt, sondern nur aus Ektoderm, Muskeln und Parenchym bestand (Fig. 1). Auch Morgan beobachtete, dass sich am vorderen Ende von *Bipalium* die Wunde so schloss, dass kein neuer Kopf hervorwuchs und seine Zeichnung (Fig. XIV), wo wir den Regenerationspunkt durch altes Gewebe von der Außenwelt abgeschlossen sehen, giebt einen weiteren Beweis für unsere Ansicht über die Ursache dieser Nichtregeneration, eben so wie das von Morgan beobachtete Faktum, dass, wenn man zwei *Bipalium*-Stücke mit ihren Vorderenden auf einander pfropft, kein neuer Kopf erscheint. Hier sehen wir, wie sehr immerhin die Regeneration von dem Stimul abhängt, den der Wundrand auf das Gewebe ausübt. Bei Polycladen konnte ich eine ganz parallele Erscheinung studiren und will desswegen weiter unten näher auf die mit dieser Erscheinung zusammenhängenden Fragen eingehen.

Ektoderm.

Das Ektoderm der regenerirenden Tricladen bedeckte bald nach Durchschneidung derselben die Wunde und wuchs dann normal weiter. Es stammt somit direkt vom alten Körperepithel her. Karyokinesen konnte ich in demselben nicht entdecken. Doch da mir meistentheils spätere Entwicklungsstadien vorlagen, und ich das Verhalten der Gewebe sogleich nach der Operation nicht näher untersuchte, so ist es schon möglich, dass Karyokinesen in der ersten Zeit auftreten. So sah auch FLEXNER bei Regeneration der Nerven bei Tricladen zuerst Karyokinesen in der Nähe der verwundeten Stelle auftreten, später aber fehlten dieselben. Überhaupt muss ich erwähnen, dass ich auf den von mir untersuchten Regenerationsstadien nirgends, weder im Ektoderm, noch im Parenchym, dem Nervengewebe oder sonstwo Karyokinesen entdecken konnte. Auch ist es auffällig, dass selbst ausführliche histologische Arbeiten, wie diejenige CHICHKOFF's z. B. nirgends irgend welche Karyokinesen erwähnen. Ich bin geneigt anzunehmen, dass in so primitiven Geweben, wie wir sie bei Planarien finden, die mitotische Theilung nur bei der ersten Anlage von Geweben und Organen auftritt, nachher aber die Amitose für den weiteren Ausbau genügt.

Parenchym.

Das vom Ektoderm umschlossene Regenerat ist anfänglich nur von Parenchym erfüllt. — Unter Parenchym will ich hier den Theil des gesammten sogenannten Mesoderms bezeichnen, der das maschige Grundgewebe der Planarienkörper bildet, während ich die Benennung Mesenchym für die Muskeln des Planarienkörpers reserviren will, die den ganzen Körper in dorsoventraler und in anderen Richtungen durchziehen. Es geschieht dieses erstens, um diese so verschiedenen Gewebselemente reinlich von einander zu scheiden, zweitens, um auf eine Homologisirung hinzuweisen, welche sich vielleicht zwischen dem primären Mesoderm oder »Mesenchym« der Trochophora und dem Mesenchym der Planarien durchführen lässt.

Kommen wir also auf die Frage der Regeneration des »Parenchyms« zurück. Das Parenchym erscheint anfänglich am regenerirenden Ende in Form eines kompakten Syncyciums ohne Hohlräume mit vielen dazwischen verstreuten Kernen (Fig. 4). Es erscheint ganz gleichmäßig gefärbt, die Kerne selbst bilden Gruppen, da wahrscheinlich die neu abgeschnürten Kerne eine Zeit lang noch in der Nähe des Mutterkernes bleiben. In dieser kompakten Protoplasmamasse lassen sich keinerlei Zellgrenzen unterscheiden. Später, wenn das regenerirende Ende weiter auswächst, bilden sich Hohlräume in dem Syncycium. Ob nun diese Hohlräume zur Zellbildung führen oder die Kerne selbst dieselbe verursachen, lässt sich natürlich nicht entscheiden. Bekanntlich ist über den Bau des Parenchyms bei Turbellarien viel geschrieben, aber noch lange keine Klarheit in die Sache gebracht worden. Jedenfalls scheint es mir noch fraglich, ob überhaupt die Zellendifferenzirung im Parenchym der Tricladen zu Ende geführt worden ist und ob wir nicht überhaupt das Parenchym der Tricladen als ein Syncycium anzusehen haben, welches auf dem Wege ist in Zellen zu zerfallen. Wie wir gleich weiter unten sehen werden, ist das Parenchym aber wohl im Stande echte Endothelzellen aus sich zu bilden (z. B. das Epithel der Penisscheide), so dass mir die Frage von der echten Zellennatur des Parenchyms fast müßig scheint.

Vielleicht könnte man meiner Beobachtung, dass das Parenchym der Tricladen anfänglich ein kompaktes Syncycium bildet, einigen Skepticismus entgegenbringen und das Ganze als eine Folge mangelhafter Konservirung ansehen. Aber CHICHKOFF fand gleichfalls, dass bei ganz erwachsenen Tricladen das Parenchym an der Peripherie keine differenzirten Zellen aufweist, sondern eine von Kernen durchsetzte Protoplasmamasse bildet. Ähnliches sah A. SCHNEIDER bei Cestoden. Wichtiger aber erscheint der Umstand, dass IJIMA angiebt, dass bei jungen Embryonen der ganze Raum zwischen Epidermis und Darm durch eine solide Bindegewebsmasse erfüllt ist, »die theils in Syncyciumform auftritt, theils auch durch Zellgrenzen markirt ist«. Auch giebt LEHNERT an, dass zur Bildung des regenerirenden Körperparenchyms eine Zellenwucherung führt, welche längere Zeit ohne deutliche Zellgrenzen als solide Masse erscheint. Stellen wir diese Angaben neben das Faktum, dass das ganze Innere der Acölen von einem reticulärem Syncycium erfüllt ist, das seine Kontouren beständig wechselt, so wiederholt bei der Regeneration, gleichwie bei der embryonalen Entwicklung, das Parenchym der Turbellarien den Hergang seiner phylogenetischen Entstehung.

Was nun den Entstehungsort des neuen Parenchyms betrifft, so weist Alles darauf hin, dass das neue Parenchym aus dem alten Parenchym, — und zwar wahrscheinlich aus dem undifferenzirten, syncyciumförmigen, peripheren Parenchym entsteht, welches somit wahrscheinlich als undifferenzirte Anlage für etwaige Regenerationsvorgänge — als embryonales Gewebe seine Bedeutung hat.

Lehnert führt die Bildung des Parenchyms, wie fast aller neu gebildeten Organe auf die Thätigkeit von Stoffträgern zurück, welche in Form von rundlichen Körpern hauptsächlich aus dem Darmepithel entstehen sollen. Dass freie Zellen im Paremchym vorkommen mögen, ist ja möglich, wenigstens behauptet auch Graff neuerdings das Vorhandensein von »freien Bindegewebszellen«; jedenfalls aber macht ihr Nachweis Schwierigkeiten, geschweige denn ihre Herkunft, die Stelle, wo sie häufiger vorkommen, zu bestimmen. Die ganze Auffassungsweise Lehnert's scheint mir desswegen sehr wenig überzeugend und nicht im mindesten damit übereinzustimmen, was wir sonst von den Regeneratanlagen wissen.

Das Gleiche müssen wir von den Anschauungen Morgan's sagen, die von Driesch weiter theoretisch ausgebaut werden, der geneigt ist anzunehmen, dass die Regeneration bei Planarien durch eine Wanderung des alten Gewebes zu Stande kommt. So sagt z. B. Morgan: »The new material that appears in the course of two or three days seems to arise not so much by multiplication of the cells exposed at the cut-surface, as by an active migration of old tissue.« Schnitte hätten den genannten Autor überzeugt, dass das hier nicht der Fall ist und dass das Abnehmen der Größe der operirten Würmer und das Herauswachsen eines neuen Theiles eben so wenig durch Wanderungen der Zellen erklärt werden kann, wie das Herauswachsen einer neuen Extremität bei *Triton* z. B. durch Wanderungen der Zellen an die Regenerationsstelle; nehme das letztere Thier zu dieser Zeit noch an Körpergewicht ab und würde magerer, so würden wir, wenn wir eben so wenig von den inneren Vorgängen gesehen hätten, wie Morgan bei Planarien, denken können, das Thier nehme desswegen am ganzen Körper ab, weil Zellen direkt aus dem Körper in den regenerirenden Theil hinüberwanderten.

Darm.

Im regenerirenden Vorderende wächst der Darm normal weiter, wenn auch im Wachsthum ein wenig hinter der Weiterwucherung des Parenchyms zurückbleibend. Sein vorderes Ende wächst über das Nervensystem hinweg und liegt also auch bei regenerirenden Thieren über dem sogenannten »Gehirne«. Nirgends mündet bei

Regeneration irgend ein Darmast nach außen, wie es Lang für *Yungia*, *Cycloporus* und *Oligocladus*, sowie für den vorderen Darmast jugendlicher Polycladen beschrieb.

Am hinteren Ende schließen sich die beiden regenerirenden Darmäste und wachsen darauf weiter. Sie wachsen aber nicht in alter Richtung, sondern auf einander zu und stoßen hart hinter dem Pharynx zusammen, einen weiten, geraden, unverzweigten Darmast bildend (Fig. 2 und 3). Schön ist das Experiment dadurch, dass es immer, ausnahmslos gelingt, nur muss man die Planarie unmittelbar hinter dem Pharynx theilen und nicht zu weit nach hinten. Bei weiterer Entwicklung erhält der gerade und unverzweigte Darm Verästelungen. Zu gleicher Zeit beginnen sich hart hinterm Pharynx die Copulationsorgane anzulegen. Durch das Wachsthum dieser Organe und der mächtigen, mesenchymatösen Zellenwucherung, durch welche die Anlage dieser Organe begleitet wird, geht die Theilung des Darmes vor sich: der unpaare Darm wird gleichsam in der Länge gespalten.

Dieses Factum, dass bei Regeneration der Darm sich in Form eines geraden, ungetheilten Astes anlegt, scheint mir keine geringe phylogenetische Bedeutung zu haben. Wirklich werden wir daher unwillkürlich an Bothrioplana und die Gruppe der Alloiocölen erinnert, die zwischen Rhabdocölen und Tricladen stehend, einen geraden und unverzweigten Darm aufweisen. Wenn wir mit Lang annehmen wollten, dass die Rhabdocölen von Tricladen, letztere aber wieder von Polycladen herstammen, so wäre die Bildung eines geraden, unverzweigten Darmastes bei Regeneration eine progressive Erscheinung, die so zu sagen der weiteren Entwicklung vorgreift, die eine Gruppe dieser Ordnung genommen, mit einem Worte unerklärlich, um so mehr, da wir wissen, dass bei Regeneration wohl atavistische Bildungen und Erscheinungen auftreten, nie aber progressive Gebilde. Die Beobachtung Ryder's, wonach ein Tricladendarm bei weiterer Entwicklung des Embryos in einen ungetheilten Rhabdocölendarm übergegangen ist, wird von Hallez als Fabel zurückgewiesen mit der Meinung, dass sein geraddarmiges Exemplar eine Alloiocöle und nicht die erwachsene Form einer jungen Triclade gewesen sei. Damit schwindet das einzige Hindernis, das einer Herleitung der Tricladen von Rhabdocölen im Wege stand. Ziehen wir dazu noch in Erwägung, dass die Tricladen (*Dendrocoelum nausicaae*, *Procerodes*, *Uteriporus vulgaris*) in ihrer Jugend eine Verbinduung der hinteren Darmäste aufweisen, welche nachher schwindet, so erhält unsere Beobachtung einen besonderen Werth, beweisend, dass auch hier

Regeneration und Embryonalentwicklung dieselben Wege wandeln. Auch bei erwachsenen Süßwassertricladen ist in einigen Fällen eine vollkommene Verschmelzung der beiden Darmäste hinter den Kopulationsorganen als abnorme Erscheinung beobachtet worden; so bei *Dendrocoelum lacteum*, *Dendrocoelum nausicaae*, *Anocelis coeca*, *Planaria vruticiana*, bei einer nicht näher beschriebenen Triclade aus dem finnischen Meerbusen (nach Graff). Diese Erscheinungen betrachte ich als Atavismen. In einigen Fällen verschmelzen die Darmäste nur terminal, so bei *Syncoelidium parasiticum*, *Planaria fissipara* (nach Graff); auch diese Erscheinung halte ich mit Hallez für phylogenetisch wichtig, als letzten Rest einer früheren Einheitlichkeit. Die Verbindung der beiden hinteren Darmäste durch medianwärts abgehende Divertikel kommt ziemlich oft vor, doch sieht sie Hallez mit Recht nur als zufällig an und misst ihnen keine phylogenetische Bedeutung bei. Der Umstand nun, dass eine vollständige Verschmelzung der beiden hinteren Darmäste hinter den Kopulationsorganen bei Landtricladen nie beobachtet wurde, eine terminale Vereinigung aber trotz des so sehr großen Materials, welches von Graff zur Verfügung stand, von ihm nur dreimal (bei *Cotyloplana whiteleggei*, *Dolichoplana procera* und *Platydesmus lividus*), und einmal von Lehnert bei *Placocephalus kewensis* gesehen wurde, spricht, glaube ich, auch dafür, dass wir es hier mit einem Atavismus zu thun haben, der bei den weiter entfernten Landtricladen seltener auftreten muss, als bei den den Alloiocölen noch näher stehenden Süßwassertricladen. Diese atavistische Erscheinung muss desswegen bei Süßwassertricladen öfters bloßgelegt werden, während sie bei Regeneration sogar immer zu Tage tritt. Die Verschmelzung von Divertikeln kommt dagegen bei Landtricladen nach den Worten v. Graff's ziemlich häufig vor, namentlich dann, wenn der Darm desselben reich verzweigt ist; besonders der letztere Umstand weist darauf hin, dass wir dieser Erscheinung kein morphologisches Interesse entgegenzubringen brauchen.

Der Umstand, dass im regenerirenden Hinterende der neue, ungetheilte Darm, der durchaus das Aussehen eines *Bothrioplana*-Darmes hat, in dem vorderen Darmdivertikel sich vor dem Pharynx theilt und hinter demselben sich vereinigt, und dass nachher die weitere Theilung des hinteren Astes durch die Kopulationsorgane bedingt wird, scheint die Ansicht Braun's und v. Graff's zu rechtfertigen, wonach der ursprünglich rhabdocöle Darm durch die starke Entwicklung des Pharynx und der Kopulationsorgane sich getheilt hat.

Nervensystem.

Über die Regeneration des Nervensystems bei Tricladen liegt eine ausführliche Arbeit FLEXNER's vor, der das Nervensystem sich aus Parenchymzellen in der Nähe des Integumentes bilden lässt, wobei das alte Nervensystem an dem Aufbau keinen Antheil nimmt. LEHNERT beschrieb einige Jahre vorher die Regeneration der Nerven bei *Bipalium kewense* und kam zu einem der Ansicht FLEXNER's entgegengesetzten Schlusse. Nach ihm bildet sich das neue »Gehirn« durch Auswachsen der durchschnittenen Nervenstämme, die auf einander zu wachsen und sich zu einem Gehirn vereinigen. Meine Beobachtungen stimmen mit denjenigen FLEXNER's überein. Auch ich sah Zellen im Mesenchym, welche nicht weit von der Peripherie lagern, sich in Streifen gruppiren und bald zwischen ihnen Fasersubstanz auftreten. Eben dieses Auftreten der Fasersubstanz kennzeichnet sie bald als Ganglienmassen (Fig. 5). Es sind stark färbbare Zellen, die sich von Anfang an sehr wohl von den eigentlichen Parenchym- und Mesenchymzellen unterscheiden und ihre runde und scharf gezeichnete Gestalt beibehalten. Wahrscheinlich wachsen wohl die weiter nach vorn liegenden Ganglienzellen in die regenerirende Ganglienzellenmasse der hinteren Hälfte hinein, zum Theil wird wohl wiederum die Fasermasse von neuen Ganglienzellen gebildet. Die das Nervensystem regenerirenden Zellen liegen stets scharf vom Ektoderm durch die periphere Muskulatur geschieden. Nirgends konnte ich ein Eindringen von Ektodermzellen zur Bildung des Nervensystems bemerken. So sonderbar auch dieses Faktum scheint, und so sehr ich auch in Betracht ziehe, dass, wie oft auch das Nervensystem, sei es bei Mollusken, bei Tunicaten oder anderwärts, als aus dem Mesoderm entstehend beschrieben wurde, sich diese Beschreibung als fehlerhaft erwies, so kann ich doch mich auf kein mikroskopisches Bild stützen, welches mir erlauben könnte, das regenerirende Nervensystem der Tricladen auf das Ektoderm zurückzuführen. Um so mehr muss ich an meiner Beobachtung festhalten, da sie mit allen Befunden anderer Forscher über die Anatomie, embryonale, ungeschlechtliche und regenerative Entwicklung der Tricladen und Rhabdocölen übereinstimmt. In der embryonalen Entwicklung entsteht das Nervensystem nach HALLEZ und IJIMA vollständig unabhängig vom Ektoderm, auch betont es letzterer Autor stark, dass das Nervensystem auch auf den frühesten Stadien »inmitten des Mesoderms« gelegen ist. Interessant ist, dass schon die Gebrüder HERTWIG aus rein theoretischen Gründen, noch fast auf gar keine Beobachtung gestützt, sich für ein mesenchymatöses Entstehen des Nervensystems der Plathelminthen aussprachen. Für die Rhabdocölen fehlen leider noch beweisende Beobachtungen, da die interessante Mittheilung Bresslau's wohl den Pharyngealapparat, aber nur sehr oberflächlich das Nervensystem bespricht. Was die ungeschlechtliche Entwicklung betrifft, die bei Rhabdocölen so weit verbreitet ist, so lässt auch hier Wagner das Nervensystem aus Mesenchymzellen entstehen. Somit stände unsere Beobachtung in schönem Einklange mit denjenigen anderer Forscher über Tricladen und Rhabdocölen, aber in scharfem Gegensatze mit den Befunden an Polycladen, bei welchen das Nervensystem bekannterweise sowohl in der embryonalen Entwicklung, als auch, wie wir weiter unten zeigen werden, in der regenerativen aus dem Ektoderm seinen Ursprung nimmt.

Die Nervenstämme der hinteren Körperhälfte bilden sich demnach neu aus im Parenchym gelegenen Zellen als Fortsetzung der beiden Nervenstränge, zwischen denen nachher Kommissuren auftreten. Ich lasse es durchaus unentschieden, ob diese Zellen früher jemals — vielleicht während der embryonalen Entwicklung — im Ektoderm gelegen haben und erst darauf ins Mesoderm gewandert sind; eine Annahme, die vielleicht beruhigend auf strenge Keimblättermorphologen wirken könnte.

In etwas anderer Weise geht die Regeneration in der vorderen Körperhälfte vor sich. Auch hier werden im Mesenchym gelegene Zellen in Ganglienzellen umgewandelt. Die beiden Nervenstränge aber wachsen nicht parallel weiter, sondern nähern sich einander und bilden eine Kommissur (Fig. 6). Diese Kommissur wird gleichfalls durch dieselben im Mesenchym gelegenen Zellen gebildet, die wir bei der Bildung der hinteren Nervenäste thätig sahen. Die Kommissur unterscheidet sich anfänglich in nichts von den weiter nach hinten liegenden Kommissuren, nimmt aber nachher allmählich an Umfang zu und wird zum sogenannten »Gehirn«. Beim weiteren Wachsthum des Vorderendes wächst dann der Theil zwischen dem Gehirn und der ersten, noch im alten Gewebe also im Stammstücke gelegenen Kommissur weiter aus; auch bilden sich zwischen diesem Theil und dem Gehirn neue Kommissuren. Auch hier also wird zuerst der distale Theil angelegt, wie wir es bei den Analcirren der Polychäten und den Klauen der Spinnen beobachten, die als distale Theile gleichfalls vor allen anderen Theilen regeneriren. Dass aber nicht alle Organe sich bei Regeneration von dem distalen Ende proximalwärts anlegen, wie es DRIESCH als Gesetz aufstellen will, beweist die Regeneration desselben Nervensystems am hinteren Ende, wo sich immer neue Zellen in Ganglienzellen distalwärts anlegen. Am vorderen Ende aber bildet sich somit nur das Gehirn neu, während die übrigen weiter nach hinten liegenden Theile normal weiter wachsen.

Somit entsteht das sogenannte »Gehirn« in enger Verbindung mit den Längsnerven und ist nichts Anderes, als die erste Kommissur dieser Nerven. Wenn wir darum die beiden Längsstämme mit dem Bauchmarke der Anneliden vergleichen wollen, so können wir in dem Gehirn der Tricladen wohl kaum ein Homologon des oberen Schlundganglions sehen, da es nichts Anderes als die erste Bauchkommissur ist, ganz wie diese entsteht und anfänglich sich in nichts von derselben unterscheidet.

Das obere Schlundganglienpaar der Anneliden entsteht im Gegentheil, wie es sich allmählich herausstellt (KLEINENBERG, RACOVITZA, MEYER u. A.), getrennt vom Bauchmarke und aus einer Reihe von Ganglienmassen paariger Sinnesorgane der Trochophora. Das »Gehirn« der Tricladen aber, wie wir es regeneriren sahen, steht noch nirgends mit Sinnesorganen in Verbindung. Demnach halte ich das Gehirn der Tricladen, d. h. die Hauptmasse des Gehirns, wie wir gleich sehen werden, nicht den oberen Schlundganglien der Anneliden für homolog. Schon LANG beschrieb für *Gunda* das Gehirn als aus zwei Theilen bestehend: einem oberen paarigen sensitiven Theil und einem unteren motorischen. Bei *Gunda* ist der sensitive Theil ziemlich umfangreich, bei *Dendr. lacteum* ist dieser Theil gering. Das regenerirte »Gehirn«, wie wir es sehen, enthält noch keinen sensitiven Theil. Dieser wird — und dieses scheint mir wichtig — apart angelegt.

Der sensitive Theil des Gehirns von *Dendr. lacteum*, welcher nur aus den Sinneszellen der Augen besteht, entsteht unabhängig vom Gehirn und in enger Verbindung mit den Augen selbst (Fig. 8). Es liegt eine gute Untersuchung JAENICHEN's über die Regeneration des Auges vor, welche ich durch meine Präparate nur bestätigen, ihr aber nichts Neues hinzufügen kann. Auch ich sah die Pigmentzellen des Auges einzeln im Parenchym entstehen und in ihrer nächsten Umgebung die Sinneszellen (Fig. 7). Ein Eindringen von Ektodermzellen konnte ich gleichfalls nirgends beobachten; die Sinneszellen entstehen im Parenchym selbst. Das eine Ende jeder Zelle dringt in den sich bildenden Augenbecher ein, das andere Ende richtet sich ventral zum

»Gehirne« und verschmilzt sekundär mit demselben. Diese Gruppe von Sinneszellen halte ich dem oberen Schlundganglion der Anneliden für homolog, oder richtiger einem Theile desselben, da andere Sinnesorgane dem *Dendr. lacteum* fehlen. Ich sehe die Trochophora als ein pelagisch angepasstes, folglich cenogenetisch stark beeinflusstes Entwicklungsstadium an, welches das phylogenetische Stadium der Platoden wiederholt. Es hat dieselben Protonephridien, allgemeine Wimperung, ähnliches Ektoderm, welches gleichfalls oft zusammenfließt, ein Mesenchym oder primäres Mesoderm, welches demjenigen der Platoden ähnlich und beständig aus dem Ektoderm entstehend, wie bei den Tricladen nicht scharf von dem letzteren geschieden ist. Wenn wir die Trochophora so betrachten, müssen wir die nach Ed. Meyer paarigen Sinnesorgane (Scheitelplatte) der Trochophora den Sinnesorganen der Platoden homologisiren und folglich wäre das Kopfganglion der Anneliden, welches aus den Sinneszellen der Sinnesorgane hervorgeht, den Sinneszellen der Platoden homolog, was auch durch die selbständige Entstehungsweise des sensiblen Theiles des Gehirns der Tricladen bestätigt wird. Dass dieser sensible Theil des Gehirns aus dem Mesenchym entsteht, muss uns nicht Wunder nehmen, wo wir wissen, dass sowohl bei Tricladen, als auch bei der Trochophora (wo immerwährend Mesenchym aus Ektoderm entsteht) Mesenchym und Ektoderm noch nicht scharf geschieden sind.

Wenn uns Zweifel überkommen könnten, ob der hintere Theil des Nervensystems nicht doch direkt durch Weiterwachsen der Ventralstämme gebildet wird, so schwindet dieser Zweifel noch mehr bei der Betrachtung, wie auch die Sinneszellen der Augen, die ja unzweifelhaft ganz unabhängig vom alten Nervensysteme entstehen, sich von Neuem aus im Parenchym gelegenen Zellen anlegen.

Noch einmal auf die Regeneration der Augen selbst zurückkommend, muss ich erwähnen, dass ich sehr oft bei Regeneration von *D. lacteum* statt zweier Augen, ihrer 3, 4 und selbst 5 auftreten sah. Dieses bemerkte schon Carrière, der Erste, der sich mit der Regeneration der Augen bei Tricladen befasste. Jaenichen erwähnt nichts darüber, Hesse sah bei erwachsenen Thieren oft ähnliche Anomalien. Was die Erklärung dieser Thatsache betrifft, so sehe ich mit Hesse darin kein atavistisches Merkmal, wie es Carrière that, sondern glaube, dass wir es hier mit einem teratologischen Faktum zu thun haben, wie ja solche Abnormitäten oft bei Regenerationen auftreten, eine Abnormität, die bei manchen Arten erblich fixirt werden konnte und so zu vieläugigen Arten führte.

Endlich will ich noch erwähnen, dass Hesse, die Augen der Rhabdocölen, Tricladen, Trematoden und Polycladen untersuchend, zu dem Schlusse kam, dass das Auge der Tricladen oder Rhabdocölen »sich unmöglich aus so komplicirten Bildungen entwickelt haben konnte, wie sie sich bei Polycladen finden«. Weiterhin sagt der betreffende Autor: »Das veranlasst mich Stellung zu nehmen gegen die Lang'sche Hypothese, dass die Tricladen und rhabdocölen Turbellarien von den Polycladen abzuleiten seien, und ich stimme mehr mit Graff überein, der umgekehrt die Tricladen und Polycladen von Rhabdocölen ableiten will.« Diese Ansicht stimmt mit dem überein, was wir bei Besprechung der Regeneration des Darmkanals äußerten, was wir bei Regeneration des Nervensystems bestätigt fanden, dem die Regeneration der Augen gleichfalls nicht widerspricht; denn wenn auch bei Polycladen die Augen immer in der Vielzahl auftreten, wie oft bei der Regeneration der Tricladen, so ist doch der Bau der Polycladenaugen ein viel vollkommenerer. Eine Vielzahl der Augen treffen wir außerdem auch bei Tricladen an, wie bei *Polycelis* und *Geoplana*. Überhaupt aber giebt ja weder die embryonale, noch die regenerative Entwicklung der Tricladen und Rhabdocölen irgend welche Hinweise über eine Degeneration der jetzigen Tricladen- und Rhabdocölenorganisation. Dass aber die Regeneration, ebenso wie die embryonale Entwicklung solche Dinge aufzudecken im Stande ist, ist schon mehrfach von verschiedenen Seiten nachgewiesen worden.

Geschlechtsorgane.

Eine Regeneration der Geschlechtsdrüsen ist, so weit mir bekannt, noch nie zuvor beobachtet worden. Nun konnte ich dieselbe klar sowohl bei Tricladen, als auch, wie wir weiter unten sehen werden, bei Polycladen konstatiren. Zuerst sieht man im neu regenerirten Körperende, nachdem die Kopulationsorgane fast ihre normale Entwicklungsstufe erreicht haben, einzelne scharf färbbare Kerne auftreten (Fig. 10 u. 11), von einem sich stärker als bei den daneben liegenden Parenchym- und Mesenchymzellen, färbenden Plasma umgeben. Diese einzelnen Inseln wachsen weiter aus und bilden ganze Stränge (Fig. 12). Einzelne Stellen dieser Stränge bekommen Hohlräume, in welchen klumpenförmig die Spermatogonien liegen; die centralen zerfallen in Spermatocyten, die übrigen nehmen zuerst eine wandständige Lagerung ein. Den Bau der Hoden fand ich übereinstimmend mit den Angaben Graff's.

Nun entsteht die Frage, woher diese ersten Geschlechtszellen im regenerirten Parenchym ihren Ursprung nahmen. Hier versagt leider die direkte Beobachtung. Vor einem gewissen Stadium kann man keine Spur dieser Zellen entdecken. Das Mesoderm besteht dann aus typischen Parenchymzellen und Muskelfasern, in denen man noch keine Andeutung von Genitalzellen findet; dann auf einmal sind sie da überall zerstreut. Dieser Umstand spricht dafür, dass die neuen männlichen Genitaldrüsen nicht aus abgetheilten Zellen der alten Testiculi entstanden sind, denn sonst würde man sie ja auch früher schon als solche erkennen können, sondern dass sie von demselben Grundgewebe stammen, aus derselben Anlage, wie das Parenchym, das Nervensystem und, wie wir sehen werden, die Kopulationsorgane. Solch ein Befund sollte uns nicht zu sehr in Erstaunen setzen, denn auch bei der Knospung, mit Ausnahme vielleicht der Polychäten und einiger Tunicaten, bilden sich aus den Zellen der Knospenanlage, die man ja als mehr oder weniger embryonale Anlage betrachten kann, Genitaldrüsen.

Die oben erwähnten Stränge aus Genitalzellen ziehen oft nahe an den Darmdivertikeln vorbei, und Bilder, wie die auf unserer Fig. 12 dargestellten, konnten LANG die Idee eingeben, dass die Geschlechtsdrüsen in der embryonalen Entwicklung vom Darmepithel aus ihren Ursprung nehmen. Diese Ansicht verfocht LANG nicht nur für *Gunda*, sondern auch für die Polycladen. Seine Ansicht stützt er aber besonders durch solche Präparate, wo die Testiculi sich schon so erweitert haben, dass sie hart an die Darmäste stoßen. Sehen wir uns aber die erste Entstehung der Testiculi an, so liegen die Genitalzellen immer mitten im Parenchym. So beschrieb es auch IJIMA in der embryonalen Entwicklung der Süßwassertricladen, so auch LOMAN.

Was nun die Vasa efferentia betrifft, so entstehen sie aus denselben Anlagen, wie die Testiculi, so zu sagen als Fortsetzung derselben. Schon LANG kam zu dem Schlusse, »dass die Samenleiter Auswüchse der Hoden sind«. IJIMA rektificirte diese Ansicht dahin, dass die Hoden eher Auswüchse einer gemeinsamen Anlage seien, deren übriger Theil zu den Vasa efferentia wird. Den oben geschilderten Strängen schreibt auch BERGENDAL die Bedeutung von Anlagen der Vasa efferentia zu.

Für die phylogenetische Entwicklung der Tricladenhoden können wir von den Rhabdocölen aus eine gute, durch Übergänge wohl verbundene Kette aufstellen. Bei den Alloiocölen finden wir Hoden, die in zahlreiche Bläschen zerfallen, die nur dadurch zusammenhängen, dass sie sich zu einem gemeinsamen Vas deferens vereinigen. Im Grunde unterscheiden sich die Testiculi vieler Alloiocölen, wie z. B. von *Monotus* in nichts von denen der Tricladen. Dass ihnen eine Tunica propria fehle ist wohl, besonders nachdem Vejdovsky eine solche auch für Bothrioplana nachgewiesen hat, zweifelhaft.

Kommen wir jetzt auf die Regeneration der Kopulationsorgane der Tricladen zu sprechen. Selbst die normale Entwicklung dieser Organe ist nur in sehr allgemeinen und, nach den Vorgängen bei Regeneration zu urtheilen, wohl falschen Strichen klar gelegt worden. Ijima war der Erste, der die Anlage der äußeren Geschlechtsorgane, als mitten im Mesenchym entstehend, beschrieb: »Das Geschlechtsantrum erscheint zuerst als eine kleine selbständige Höhle inmitten des Mesoderms.« Ob der Penisgang als Fortsetzung der Höhle oder selbständig von ihr entsteht, ließ er unentschieden. Die Geschlechtsöffnung bricht nach Ijima erst sekundär durch. Graff beschrieb 1894 die erste Anlage der Kopulationsorgane als einen aus verfilzten Muskelfasern gebildeten Wulst über der zukünftigen Geschlechtsöffnung, in diesen Wulst wächst ventral ein solider Epithelpfropf hinein. Durch Auseinanderweichen der Zellen entsteht »das Antrum genitale commune, von welchem nach vorn das männliche, nach hinten das weibliche Divertikel auswächst, während die Geschlechtsöffnung selbst erst spät die Kommunikation mit der Außenwelt herstellt«. Danach entstehen nach Graff alle Höhlen der Kopulationsorgane als Verzweigungen einer gemeinsamen Anlage, d. h. als Fortsetzungen des Antrum genitale. Jüngst (1899) änderte Graff seine Ansicht und lässt nun die Kopulationsorgane mitten im Mesenchym entstehen und erst sekundär nach außen durchbrechen. — Die Forscher, die sich mit normaler Theilung der Tricladen beschäftigt haben, wie Zacharias, Kennel, Bergendal erwähnen nichts über die Entstehung der Kopulationsorgane, auch Lehnert erwähnt nur, dass, »wie nicht anders zu erwarten, die Regenerationsstücke keine Andeutung von Geschlechtsorganen oder deren Anlage zeigen«.

Nun komme ich auf meine eigenen Beobachtungen zu sprechen. Die Anlage der Kopulationsorgane erscheint zuerst als eine Zellenanhäufung, die auf den ersten Blick nicht leicht vom umgebenden Gewebe zu unterscheiden ist (Fig. 13), sich bald aber durch das Gedrängte ihres Aussehens, den wuchernden Charakter und die intensive Färbung als eine Anlage kund thut. Diese Anlage ist ganz kompakt und zeigt noch kein Lumen. Dieses tritt erst später auf, indem die Zellen aus einander weichen und eine Lücke lassen. Gleichzeitig fast kleidet sich diese Lücke mit Epithel aus (Fig. 14), welches aus Zellen der erwähnten Anlage, oder aus Parenchymzellen gebildet wird, die sich in die Höhlung vordrängen und dieselbe auskleiden. Diese erste Höhle ist das Antrum genitale (Fig. 15*A*). Erst wenn diese Höhle weiter auszuwachsen beginnt, erscheint hart an der Wand des Pharynx im Parenchym noch eine Höhlung, die sich auf die gleiche Weise mit aus dem Parenchym entstehenden Zellen auskleidet — dieses ist die Uterushöhle (Fig. 15*B*, *ut*). Ventral und nach hinten von derselben tritt endlich eine dritte Höhle auf — der Penisgang (Fig. 15*B*, *pen*). Somit entsteht das Antrum genitale, der Uterus und der Penisgang als getrennte Anlagen. Zuerst wächst der vorn liegende Uterus nach hinten, umzieht mit einem Bogen das Antrum genitale und öffnet sich von hinten in dasselbe (*C*, *D*). Zu dieser Zeit bricht das Antrum genitale nach außen durch und es bildet sich die äußere Geschlechtsöffnung (Fig. 9, Fig. 15*D*). Das Ektoderm scheint ein wenig in dieselbe einzuwuchern und verschmilzt unmerklich mit dem Epithel des Antrum genitale (Fig. 9). Erst zu dieser Zeit bricht auch der Penisgang in das Antrum durch. Schon früher hatte das Antrum eine kleine Ausbuchtung gebildet, die sich in das muskulöse Drüsenorgan verwandelt. Oviduct und Vasa deferentia erreichen erst spät die Höhlung des Antrum genitale.

Leider haben wir, so viel ich weiß, keine Angaben über die Entwicklung der äußeren Genitalorgane bei den Rhabdocölen. Weiter unten wollen wir die Bildung der Kopulationsorgane der Tricladen mit derjenigen der Polycladen vergleichen, wobei es schon hier gesagt sei, dass sie ganz verschieden bei beiden Gruppen verläuft und auch hierin eine breite Kluft zwischen ihnen liegt.

Was die Regeneration der Dotterstöcke betrifft, so kann ich hierin keine Beobachtungen aufweisen, da die Tricladen proterandrische Thiere sind und die weiblichen Geschlechtsorgane erst späterhin angelegt werden.

Zuletzt will ich eine Beobachtung erwähnen, die ich bei hungernden Tricladen machte. Schon viele Autoren haben beobachtet, dass Planarien in reinem Wasser ohne Nahrung gehalten, allmählich kleiner und kleiner werden. Oft hat das Thier nach einigen Monaten kaum die halbe Größe des früheren Thieres, und so nimmt das Thier immer weiter ab, bis es nur noch $^1/_4$ oder noch weniger seiner normalen Größe hat. Dieses Faktum beweist, wie unkonstant erstens die Größe dieses Thieres ist und wie sehr das Zellenquantum bei diesen Thieren je nach den Umständen schwankt[1]. Dieses lässt sich in gewissen Einklang bringen mit den Beobachtungen MORGAN's, nach denen Querschnitte durch Tricladen regenerirend schmaler werden und sich gleichsam der Größe nach dem kleineren resultirenden Wurme anpassen. DRIESCH will aus den Beobachtungen MORGAN's schließen, als ob das alte Material gleichsam bei Regeneration in eine neue Form gegossen wird und so eine Regulation zu Stande kommt. Es ist natürlich, dass bei Regeneration, die meistens ohne Nahrungsaufnahme vor sich geht und gewiss eine große Kraftanstrengung des Organismus ist, die anderen Organe und Theile alle in eine Art Hungerzustand versetzt werden, wo sie an Größe abnehmen, und diese Größenabnahme ist um so fühlbarer, je kleiner das Stück ist, d. h. je mehr regenerirt werden muss. Dass ein kleineres Stück einen kleineren Wurm ergiebt, ein größeres einen größeren, lässt sich bei in ihrer Größe so variirenden Thieren leicht verstehen.

Bei hungernden *Dendrocoelum lacteum* konnte ich beobachten, dass die Seitenverzweigungen des Darmes allmählich immer ärmer wurden. Auf Schnitten erwies es sich, dass das Darmepithel in den Seitenzweigen von den feinsten Endverzweigungen angefangen und weiter zum Centralstamme fortschreitend sich aus seinem Verbande löst. So sieht man auf Durchschnitten oft das Darmlumen schwinden und die einzelnen Epithelzellen frei im Mesenchym liegen.

Vielleicht kann diese Beobachtung auch zum Verständnis der Acölenorganisation beitragen und spricht, neben dem embryonalen Beweise GEORGEVITSCH dafür, dass wir wohl auch bei Acölen es mit echten entodermalen Darmzellen zu thun haben.

B. Polycladen (Taf. II).

Die morphologischen Resultate, welche sich bei Beobachtung der Regeneration von Tricladen ergaben, bewogen mich auch die Polycladen in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen, um so mehr, da ja die embryonale Entwicklung dieser beiden Gruppen so verschieden verläuft. Es interessirte mich lebhaft, zu erfahren, wie die Regeneration des Nervengewebes, der Genitalorgane vor sich gehen würde, ob sie auch hier aus dem Mesenchym entstehen würden, wie bei den Tricladen, oder aus dem Ektoderm, wie in der Embryonalentwicklung der Polycladen.

---

[1] Ähnliche, durch Hunger erzeugte Rückbildung von ganzen Organen konnte ich bei *Hydra* beobachten, wenn sie in nahe dem Gefrierpunkte befindlichen Wasser aufbewahrt wurde. Dann wurden die Tentakel allmählich rückgebildet.

Weil ich vor Allem eine genaue Vergleichung mit der Tricladenregeneration erzielen wollte, so versuchte ich auch hier das Experiment, d. h. den Durchschnitt eben so zu führen, wie bei den Tricladen, nämlich zwischen dem Pharynx und den Kopulationsorganen. Da mir aber keine genügende Zeit zur Verfügung stand, um eine etwa eintretende Regeneration der vorderen Körperhälfte abzuwarten, so durchschnitt ich zum Zwecke der Regeneration der vorderen Hälfte viele Exemplare vor dem Pharynx.

Als Objekt diente mir *Leptoplana atomata* O. F. Müll. von Helgoland, und die Untersuchung wurde im Sommer 1900 daselbst an der Biologischen Anstalt ausgeführt.

Ursache der Nichtregeneration der vorderen Körperhälfte.

Niemals gelang es mir bei meiner *Leptoplana atomata* die Regeneration der vorderen Körperhälfte hervorzurufen, selbst bei solchen Exemplaren nicht, denen nur ein geringer vorderer Körperabschnitt, weit vor dem Pharynx, abgeschnitten wurde. Dieses Ausbleiben der Regeneration schien mir sehr sonderbar, um so mehr, da die Regeneration der hinteren Körperhälfte so schnell und so regelmäßig vor sich ging. Die Exemplare wurden bis zu einem Monat im Aquarium gelassen, bei einigen wurde eine zweite Operation gemacht — und dennoch blieb die Regeneration aus. Nach einiger Zeit freilich schwollen die vorderen Körperhälften bei den operirten Thieren an (Fig. 1 *D*) und das ganze Thier wurde manchmal fast kugelrund. Es schienen also immerhin Wachsthumsprocesse vor sich zu gehen, die durch irgend etwas gehindert wurden. Die Exemplare, die ich auf solche Weise erhielt, erinnerten mich lebhaft an einige Fälle, die ich bei Tricladen beobachtet hatte und oben beschrieben habe.

Ich entschloss mich, die Sache auf Schnitten zu untersuchen und es bot sich mir ein interessanter Anblick dar, der mir, nachdem ich jüngere und ältere Stadien untersucht hatte, eine Erklärung der Nichtregeneration der vorderen Körperhälfte gab.

Sogleich nach der Durchschneidung nämlich ziehen sich die Wundränder am vorderen Körperende seitlich zusammen (Fig. 1 *A*, *B*), Epithel legt sich an Epithel, Muskelschicht an Muskelschicht in der Weise, dass der vordere mediane Theil nach innen hineingezogen wird (*C*, *x*). Es bildet sich somit keine offene Wunde, die, wie im Falle der Regeneration des hinteren Körperendes, von neu sich bildendem

Epithel bedeckt würde. Somit liegt, wie auf der Zeichnung ersichtlich, der Punkt, von dem die Regeneration der Organe hauptsächlich ihren Anfang nehmen müsste, schon gleich nach innen und ist von der Außenwelt abgeschlossen (*D*, *x*).

Es erfolgt darauf keine Regeneration. Es können nun hier zwei Gründe vorliegen, wesswegen die Regeneration unterbleibt: entweder weil der Regenerationspunkt gleich von der Peripherie durch anderes Gewebe — und zwar altes — geschieden wird und somit ein Entwicklungsreiz unterbleibt, oder sogleich nach Durchschneidung, also nach Eintritt derselben, aufgehoben wird; oder weil die Muskelschicht, wie wir gleich sehen werden, ein weiteres Wachsthum verhindert. Meiner Meinung nach wirken hier beide Einflüsse gemeinschaftlich, der Regeneration unüberwindbare Hindernisse in den Weg legend.

Betrachten wir auf Fig. 1 den vorderen Rand, so sehen wir, dass er beim Verschluss der Wunde so hineingezogen wird, dass die früheren Seitenränder nun den vorderen Rand abgeben. Wir können uns nun wirklich nicht vorstellen, wie eine Regeneration von dem früheren Wundrande aus vor sich gehen sollte, da dann alle Gewebe centripetal auf einen Punkt zu wachsen müssten und so höchstens einen Zipfel ergeben könnten, wie wir ihn oben bei der Regeneration der vorderen Körperhälfte von Tricladen vorfanden, wenn nicht das zusammengewachsene Muskelgewebe auch dieses verhindern würde.

Sehen wir nun auf Schnitten was vor sich geht: Das Epithel hat sich über dem Wundrande geschlossen, mit ihm schließt sich auch die Muskelschicht zusammen. Die Wachsthumsfähigkeit dieser Schicht scheint sehr gering zu sein. Bei Besprechung der Regeneration der hinteren Körperhälfte werden wir sehen, dass die Muskelschicht hier nicht aus dem alten Muskelgewebe, sondern aus dem Mesenchym neu entsteht, sich an die alte Muskelschicht anlegend. Desswegen ist dort, wo weder die Wundränder noch die Muskeln mit einander direkt verwachsen, eine Regeneration möglich und geht normal vor sich. Hier aber am Vorderende umgiebt sogleich das Muskelgewebe das neu sich bildende Parenchym mit einem Panzer und scheint andererseits das Epithel an seiner Basis so zu fesseln, dass auch ein Weiterwachsen schwer fällt. Das Parenchym, welches nun einmal doch durch den Schnitt zur Regeneration stimulirt worden ist, reagirt auf den erhaltenen Reiz energisch. Es häufen sich am Vorderende Parenchymzellen dicht an, zuletzt schwillt in Folge dessen das ganze Vorderende kugelig an, aber selbst dann gelingt es dem Parenchym nicht, den starken Muskelschlauch zu durchbrechen. Es bildet sich höchstens ein kleiner Hügel.

Was aber geht mit dem Ektoderm vor sich, denn dieses ist es ja vor Allem, welches, wie wir gleich sehen werden, die Anlage für die meisten Organe bildet? Auch das Ektoderm reagirt energisch auf den empfangenen Entwicklungsreiz und ist in verstärkter Theilung begriffen. Doch bleibt dem Epithel kein Platz zu weiterem Wachsthum; bei der Art, wie sich die Wunde vorn verschließt, hat es kein Parenchym zu umwachsen, sondern schließt sich mit seinen Rändern an einander. Das weitere Wachsthum wird von der Muskelschicht zurückgehalten, welche sich unter dem Epithel vereint hat. Dennoch reißt sich das Epithel in einigen Fällen stellenweise von der Muskelschicht los und bildet Ausstülpungen (Fig. 3), die oft zu großen Zipfeln auswachsen. An anderen Stellen des Epithels bilden sich umgekehrt Einstülpungen, die die Muskelschicht nach innen vor sich her drängen.

In den Ausstülpungen bleibt somit zwischen Ektoderm und Muskelschicht ein freier Raum. Da das Epithel fortfährt, sich zu theilen, so lösen sich einige Ektodermzellen aus dem Verbande der übrigen und immigriren so in die Höhlungen (*i.ect*), die oft auf solche Weise mit Zellen ektodermaler Herkunft vollgepfropft erscheinen.

Diese experimentellen Ergebnisse geben ein gutes Beispiel einer klaren Correlation zwischen dem Wachsthum des Parenchyms, der Muskelschicht und des Epithels ab: wie eines vom andern hier rein mechanisch abhängt und wie bei der Wachsthumsstörung der einen Schicht, oder entgegengesetzt bei hervorgerufener Hypertrophie der anderen Schichten eine Regulation unmöglich wird. Wir haben hier ein Beispiel, dass auch den Regulationen oft sehr enge Schranken gesetzt sind.

Ein anderes Ergebnis, oder vielmehr eine Lehre lässt sich noch aus diesen Beobachtungen ziehen. Wir haben hier einen Fall vor uns, wo eine Regeneration unterbleibt, trotz aller Versuche. Würden wir diesen Fall unanalysirt hinnehmen, so einfach, wie es in solchen Fällen bis jetzt immer gethan wurde, wenn man entschied, ob das Thier regenerationsfähig ist oder nicht, so könnten wir für Weismann einen neuen Beweis gefunden haben, dass die Regeneration keine Grundeigenschaft des Lebens sei. Diesen Fall aber weiter analysirend, sahen wir, dass eigentlich eine Regeneration vor sich gehen könnte, wie sie ja auch bei Tricladen eintrat, wo wohl dasselbe Hindernis im Wege stand, und auch sogleich eintreten würde, wenn wir nur die Muskelschicht hindern würden zu verwachsen. Auch bin ich überzeugt, dass bei anderen Polycladen eine Regeneration der vorderen Körperhälfte gewiss möglich und leicht zu erzielen ist. Es wäre nun höchst interessant auch in anderen Fällen zu untersuchen, welche Bedingungen in jedem Falle einer ausbleibenden Regeneration derselben entgegenarbeiten. Es ist wahrscheinlich, dass ähnliche Faktoren, wie die hier oben geschilderten es sind, welche der Regeneration der Hirudineen oder Nematoden hinderlich sind, während diese Thiere potential wahrscheinlich vollkommen regenerationsfähig sind. Wirklich sind geringe Regenerationserscheinungen auch bei Hirudineen beobachtet worden. So theilte mir mein Kollege Herr SUKATSCHOFF mit, dass junge, aus dem Kokon genommene *Aulostomum* bei ihm ihren hinteren Körpertheil gut regenerirten. Desswegen scheint es mir immer verfrüht, ehe man nicht alle Bedingungen studirt hat, zu sagen, dass eine Regeneration in einem gegebenen Falle potential unmöglich ist.

Regeneration der hinteren Körperhälfte.

Die hintere Hälfte regenerirte bei allen operirten Leptoplanen ohne Ausnahme immer gut und normal. Nach der Operation wurde die Wunde von Epithel umwachsen. Dann bildete sich ein kurzes Regenerat, welches nur aus dem neuen Epithel und dem Parenchym bestand. Das Parenchym war aus der Theilung alter Parenchymzellen hervorgegangen. Hier aber sah ich keine syncyciumförmige Anlage desselben, wie bei den Tricladen. In der ersten Zeit finden wir außer dem Parenchym und dem Epithel keine anderen Gewebe im jüngsten Ende des Regenerats. Das Muskelgewebe und vor Allem der Muskelschlauch, der unter dem Epithel gelegen ist, hat sich noch nicht entwickelt. Somit berühren sich Epithel und Parenchym am hinteren Ende unmittelbar (Fig. 4, 5). Erst später legen sich einzelne Mesenchymzellen von innen an das Körperepithel an und verwandeln sich in Muskelfasern. Somit entsteht der Muskelschlauch im Regenerate nicht aus den alten Muskelzellen, jedenfalls nicht durch Auswachsen der alten Fasern, sondern wird neu angelegt. Am hintersten Ende bleibt Epithel mit Parenchym immer noch unmittelbar verbunden, so lange die Regeneration dauert, und selbst auf sehr späten Regenerationsstadien finden wir immer noch einen Punkt, wo die Muskelschicht noch nicht trennend zwischen Epithel und Parenchym hineingerückt ist. Die Bedeutung dieser Erscheinung für die Regeneration des Nervensystems sollen wir gleich unten sehen. Die Bedeutung, welche dieses zeitliche Zurückbleiben der Muskelregeneration für den ganzen

Gang der Regeneration hat, ergiebt sich leicht, wenn wir im Auge behalten, was wir vom Ausbleiben der Regeneration der vorderen Körperhälfte sagten. Dort sahen wir die Ursache des Ausbleibens der Regeneration in dem frühzeitigen Verlöthen der Muskelschicht, welche selbst kaum regenerationsfähig mehr ist. Hier wird eine erfolgreiche Regeneration dadurch erzielt, dass die Muskelschicht nicht verwächst und das Regenerat Zeit hat sich gut auszudehnen und zu wachsen, ehe als letzter Stein fest im Aufbaue der neuen Körperhälfte das Muskelgewebe gelegt wird.

Nervensystem.

Bald nach der Durchschneidung beginnt die Regeneration des centralen Nervensystems und endet erst, wenn der Muskelschlauch regenerirt ist und sich zwischen Ektoderm und Mesenchym gedrängt hat. Wie wir oben beschrieben haben, wächst am regenerirenden Hinterende das Epithel über die Wunde hin. Zu dieser Zeit ist Parenchym und Ektoderm noch von keinem Muskelschlauch geschieden und sie berühren sich direkt. Die durchschnittenen Nervenstämme legen sich direkt an das Ektoderm an (Fig. 4, 5), so dass die Punktsubstanz direkt bis an das äußere Körperepithel reicht. Hier an dieser Berührungsstelle nun sehen wir jede Grenze zwischen Ektoderm und Parenchym verwischt, nicht einmal eine Basalmembran ist zwischen beiden Geweben trennend aufgetreten. An dieser Stelle nun, wo die Nervenstämme direkt an das Ektoderm stoßen und dieses durch nichts vom Mesoderm und folglich auch vom Nervensystem geschieden ist, sehen wir Ektodermzellen ins Innere eindringen, sich an die durchschnittenen Nervenstämme legen und sich zu Ganglienzellen differenziren. Auf späteren Stadien, wenn das Regenerat weiter ausgewachsen ist, findet sich immer noch am hintersten Ende ein kleiner Fleck, wo der Muskelschlauch sich noch nicht gebildet hat und wo sich noch immer Ektoderm in Ganglienzellen umwandelt. Zuletzt legen sich auch hier Muskelfasern an und damit endet die Regeneration des Nervengewebes.

Es wäre nun höchst interessant zu erfahren, aus welchen ektodermalen Zellen eben die Ganglienzellen hervorgehen. Nach Lang besteht das äußere Körperepithel der Polycladen aus folgenden Zellenarten: 1) Rhabditenzellen; 2) Zellen mit Pseudorhabditen; 3) epitheliale Drüsenzellen; 4) Pigmentzellen; 5) Hautdrüsen und 6) indifferente Epithelzellen. Rhabditenzellen, Zellen mit Pseudorhabditen und epitheliale Drüsenzellen sind am hinteren, regenerirenden Leibesende noch nicht entstanden, sie fehlen im Bezirke der Ganglienanlage noch vollständig und kommen also nicht in Betracht. Pigmentzellen und Hautdrüsen können wir wohl kaum für fähig halten, Nervengewebe hervorzubringen, um so mehr, da überhaupt die Fähigkeit einer sogenannten Metaplasie der Zellen sehr zweifelhaft ist. So bleiben nur die sogenannten indifferenten Epithelzellen übrig, aber diese Zellen sind nach LANG in der Haut der Polycladen wenig verbreitet und werden von LANG als mit Cilien bedeckt geschildert, so dass wir auch hier eine bedeutende Metaplasie annehmen müssten: außerdem aber sind sie nur in verhältnismäßig geringer Zahl vorhanden. Außer diesen genannten Zellen aber schildert LANG noch ein interstitielles Gewebe, das überall zwischen den Epithelzellen wie ein Netz liegt und große, gut gefärbte Kerne hat. Dieses Gewebe hat eigentlich durchaus nicht das Aussehen eines Stützgewebes, um so mehr, da hier ein Stützgewebe bei der Gegenwart so harter Konkremente, wie es die Rhabditenzellen sind, ganz unnütz zu sein scheint. Mir scheint es demnach sehr wahrscheinlich, dass es diese Stützzellen sind, die überall im Epithel netzartig verbreitet sind, welche hauptsächlich als Ersatzzellen fungiren und vielleicht den embryonalen Rest des Ektoderms darstellen.

Das Faktum, dass die Regeneration des Nervengewebes vom Ektoderm her geschieht, können wir nur sehr oberflächlich mit embryonalem Geschehen vergleichen, da die postembryonale Entwicklung der Polycladen nur unvollkommen untersucht ist. Doch stimmen die Angaben SELENKA's, GOETTE's und LANG's darin überein, dass das Nervensystem bei Polycladen aus dem Ektoderm seinen Ursprung nimmt. Nach LANG wachsen die Nervenstämme aber vom Gehirn aus weiter, während wir bei der Regeneration eine Neubildung der ventralen Nervenstämme aus dem Ektoderm sehen. Doch da die Angaben LANG's über diesen Punkt, wie es scheint, nicht auf Schnitten beruhen, sondern auf Präparaten in toto, so ist ein ausführlicherer Vergleich der Embryonalentwicklung mit der Regeneration in diesem Punkte unmöglich.

Vergleichen wir den Hergang der Nervenregeneration bei Polycladen mit dem, was wir bei den Tricladen sahen, so ergiebt sich ein tiefgreifender Unterschied. Dort entstand das Nervensystem aus dem Mesoderm, hier aus dem Ektoderm; ein Unterschied, der in gleicher Weise auch in der embryonalen Entwicklung dieser beiden Gruppen besteht. Wir sehen Regeneration hier mit Embryonalentwicklung Hand in Hand gehen.

Geschlechtsorgane.

Die männlichen und weiblichen Kopulationsorgane regeneriren bei den Polycladen nicht weniger gut, als bei den Tricladen. Schon in der zweiten Woche nach der Amputation konnte ich die Anfänge der Regeneration beobachten. Bevor ich an die Beschreibung des Regenerationsprocesses selbst gehe, will ich erwähnen, dass derselbe immer sehr normal verläuft, d. h. dass keinerlei abnorme Bildungen durch die Regeneration erzielt werden, welche ja sonst, besonders bei der Regeneration der äußeren Körperanhänge so häufig auftreten. Dieser normale Verlauf der Regeneration ist um so verwunderlicher, als der Bau der Kopulationsorgane bei den Polycladen überhaupt, sogar in ein und derselben Gattung, sehr schwankend ist. So brauchen wir nur die Zeichnungen Lang's in seinem Polycladenwerke (Taf. XXX) anzusehen, speciell aber z. B. die Genitalorgane der von uns untersuchten Gattung *Leptoplana* (Fig. 4, 5, 9, 10), um uns zu überzeugen, wie wenig maßgebend diese Organe für ein natürliches System der Gattungen sind, während sie freilich als Artmerkmale ihre Bedeutung behalten. Trotz dieser großen Vielartigkeit und Veränderlichkeit des Baues der Kopulationsorgane geht die Regeneration derselben so normal und konstant vor sich, als ob das phylogenetisch älteste und konstanteste Organ regenerirt wird. Oder sollten wir annehmen, dass das phylogenetische Alter einer Organform nichts mit der Konstanz zu thun hat, mit welcher gerade diese Form bei der Regeneration festgehalten wird?

Der normale Bau der Geschlechtsorgane der von uns untersuchten *Leptoplana atomata* O. F. Müller ist ähnlich dem Baue der betreffenden Organe bei *Leptoplana tremellaris*, die bei Lang Taf. XXX Fig. 9 abgebildet ist. Unsere Fig. 2 giebt ihn schematisch wieder und verzichten wir auf eine detaillirtere Beschreibung.

Bei der Regeneration bildet sich zuerst ventral, hinter dem Pharynx eine kleine ektodermale Einstülpung. Dieses ist der Anfang der Bildung der männlichen Kopulationsorgane. Diese legen sich somit früher als die weiblichen an. Diese Einstülpung wächst weiter nach oben und vorn und bildet bald an ihrer Basis eine ringförmige Ausbuchtung — die zukünftige Penisscheide (Fig. 9, 10). Nach innen zu erweitert sich diese Einstülpung zu einer Blase — der künftigen Samenblase. Nachdem diese Blase sich weiter ausgedehnt hat, wächst eine Falte in dieselbe hinein, welche die primitive Blase in zwei Hälften theilt, in die Samenblase und die Körnerdrüsenblase. Um den Penis herum gruppirt sich Mesenchymgewebe, welches zu kräftigem Muskelgewebe wird. Von der Samenblase wächst noch ein kleiner Zipfel weiter ins Parenchym hinein und endet blind. Bis hierher besteht also die Anlage der männlichen Geschlechtsorgane aus ektodermalen Gebilden und wird durch Einstülpung, Divertikelbildung und Faltungsprocesse des ins Parenchym hineinwuchernden Ektoderms gebildet. Mit dieser ganzen Bildung vereinen sich sekundär, und zwar durch Einmündung in den erwähnten, von der Samenblase weiter hineingewachsenen Zipfel — die Vasa deferentia. Diese sind also mesodermaler Herkunft.

Die weiblichen Genitalien bilden sich gleichfalls als Einstülpungen des Ektoderms (Fig. 11). Diese Einstülpung liegt hinter der männlichen Anlage. Sie wächst zuerst schräg nach oben und vorn, dann biegt sie scharf um, wächst nach hinten und biegt sich wieder leicht ventral um. Auf diese Weise entstehen durch eine gemeinsame Einstülpung die Schalendrüse und der Eiergang. Von dem Eiergange stülpt sich ventral ein Divertikel ab — der Uterus. Dieser Uterus wächst nun in zwei Zipfeln nach hinten und verschmilzt jederseits mit dem zurückgebliebenen Theile des alten Uterus. Die Oviducte entstehen im Parenchym, gleich den Vasa deferentia.

Zwischen der Anlage der männlichen und weiblichen Kopulationsorgane bildet sich gleichzeitig eine leichte Einstülpung, die allmählich tiefer wird und den für unsere *Leptoplana atomata* charakteristischen Saugnapf bildet (Fig. 9, 10 *s.n*). Somit wird selbst dieses Organ, welches bei der Gattung *Leptoplana* nicht einmal durchgreifend vorkommt, regenerirt.

Fassen wir unsere Ergebnisse über die Regeneration der Kopulationsorgane bei Polycladen zusammen, so sehen wir, dass auch hier Regeneration und Embryonalentwicklung denselben Weg gehen. Lang ist es gelungen, die Entwicklung und embryonale Herkunft der betreffenden Organe bei einer Reihe von Polycladen zu beschreiben. Hier ist der Bildungsgang in Embryologie und Regeneration fast identisch und wird durch keine Nebenumstände abgelenkt. Auch hier legen sich zuerst die männlichen Organe an, darauf die weiblichen. Ihre endgültige Entwicklung aber erreichen sie fast gleichzeitig. Bei den Tricladen sahen wir, dass die Kopulationsorgane als drei gesonderte Höhlungen im Mesenchym auftreten, die erst sekundär in einander fließen; aber auch dort entstehen die Vasa deferentia und die Oviducte gesondert und öffnen sich erst sekundär in die Kopulationsorgane.

Die Testiculi entstehen im regenerirten Hinterende bald nach der Anlage der äußeren Genitalien. Also auch hier regeneriren sie.

Aber auch hier gelingt es leider nicht, das erste Auftreten der Keime aufzufinden. Sie sind plötzlich überall im Parenchym vertreten (Fig. 8). Auch hier entstehen die Testiculi im Parenchym selbst. Man sieht einige Zellen sich zu einem Haufen gruppiren. Diese Zellen lassen fast kein Protoplasma erkennen, sie bestehen fast nur aus Kernen, die stark gesprenkelt oder gekörnt aussehen. Diese Zellen lagern sich haufenweise zwischen den Muskelzügen und dem Parenchym, Inseln bildend. Diese Haufen wachsen nachher weiter aus und ihre Auswüchse bilden die Vasa deferentia. Mit der Reifung des Samens erreichen die Samengänge die Samenblase und öffnen sich in dieselbe, d. h. in den oben beschriebenen Zipfel.

Ganz ähnlich geht die Bildung der Ovarien vor sich. Auch sie entstehen im Parenchym haufenweise. Sie entstehen, wie die Testiculi an der Seite des Körpers, aber dorsal, während letztere, wie bekannt, ventral liegen. Auch sie bilden kleine Anhäufungen im Parenchym, begrenzt von Muskelzügen (Fig. 6, 7). Doch lassen sich diese Ovarialanlagen auf den ersten Blick von den Testiculi unterscheiden, denn immer finden wir hier eine centrale Zelle — die Eizelle, welche sich scharf von den umgebenden Zellen unterscheidet. Die Ovarien wachsen mit der Reifung der Eier weiter aus und bilden die Oviducte, die sich in den ektodermalen Uterus öffnen.

Bis zum heutigen Tage hielt sich noch, was die Polycladen betrifft, die Ansicht Lang's unwiderlegt, dass die Ovarien und Testiculi aus dem Darmepithel ihren Ursprung nehmen. Auch fand diese Annahme eine Bestätigung durch Graff. Letzterer Autor giebt als Einleitung zu seiner Arbeit über pelagische Polycladen seine allgemeinen Resultate an, wo unter Anderem steht, dass die Ovarien aus dem Darmepithel ihren Ursprung nehmen. Leider aber fand ich im Texte der Arbeit nähere Angaben über diese so wichtige Frage nicht.

Die Bilder, die ich zu Gesicht bekam, schlossen die Erklärungsweise Lang's vollkommen aus. Die Anlagen der Genitaldrüsen lagen meistens weit entfernt von den Darmästen. Nur ausnahmsweise, vielleicht häufiger bei Formen mit verzweigterem Darme, als es *Leptoplana atomata* ist, liegen die Anlagen dem Darmepithel genähert, aber auch dort konnte ich immer eine scharfe Grenze ziehen. Viel Wahrscheinlichkeit hatte ja freilich die Lang'sche Beobachtung überhaupt nicht gehabt. Es wäre jedenfalls sonderbar, sollten die Genitalzellen aus vollständig differenzirten entodermalen Darmzellen ihren Ursprung nehmen, eine Annahme, zu der uns keine morphologische Theorie verleiten dürfte.

Rhabdocölen — Tricladen — Polycladen.

Die Vorgänge bei Regeneration der Tricladen und Polycladen mit dem embryonalen Geschehen vergleichend, kommen wir zu dem Schlusse, dass principiell die Regeneration auch hier die Embryonalentwicklung wiederholt, wenn nicht das Umgekehrte vor sich geht, d. h. wenn wir nicht die Embryonalentwicklung selbst als speciellen Fall der Regeneration ansehen können. Demnach entstand in Übereinstimmung mit den Ergebnissen über die Embryonalentwicklung der Tricladen auch bei Regeneration dieser Tiere das Nervensystem und die Geschlechtsorgane von Neuem aus dem Mesoderm, während bei Polycladen wiederum in Übereinstimmung mit der Embryonalentwicklung dieselben Organe aus dem Ektoderm ihren Ursprung nehmen.

Vergleichen wir nun Regeneration und Embryonalentwicklung der Tricladen mit derjenigen der Polycladen, so kommen wir in Verlegenheit, wie wir uns den Umstand erklären sollen, dass dort Nervensystem und Kopulationsorgane aus dem Mesoderm entstehen, während sie hier dem Ektoderm entstammen. Mit der Annahme, dass auch bei Tricladen vielleicht die Zellen, welche das Nervensystem und die Kopulationsorgane bilden, auf früheren Stadien aus dem Ektoderm ins Mesoderm gewandert sind, ist uns wenig geholfen, obgleich sie auf viele Gläubige der Keimblätterlehre beruhigend wirken würde. Uns ist es wichtig zu konstatiren, dass der Gang der Entwicklung in beiden Thiergruppen verschieden ist. Wenn Zellen Nervenmassen bilden, so sind sie folglich dazu befähigt und in Folge dessen, wenn sie auch im Mesoderm liegen, vom physiologischen Keimblätterstandpunkte Braem's ektodermal. Dass aber beide Vorgänge verschieden verlaufen, ist im höchsten Grade wichtig.

Wenn wir den besonderen embryonalen Entwicklungsgang der Tricladen als Folge des Lebens im Süßwasser ansehen, wo, aus nicht näher bekannten Ursachen, frei schwimmende Larvenstadien eine Seltenheit sind und wo in Folge dessen das Ei viel Dotter mitbekommt, das seinen Entwicklungsgang stark alterirt, wenn wir in diesen Ursachen den Unterschied zwischen Tricladen- und Polycladenentwicklung sehen, so wäre es sehr interessant, dass in diesem Falle die Regeneration doch denselben Weg, wie die Embryonalentwicklung einschlägt, obgleich hier der Faktor, der dort den Entwicklungsgang alterirte, — der Dotter — nicht mehr hinderlich im Wege steht.

Doch ist es kaum wahrscheinlich, dass wir hierin die Ursache des Unterschiedes zwischen Tricladen- und Polycladenentwicklung zu suchen haben. Vor Allem scheint es wenig wahrscheinlich, dass gerade die Bildung des Nervensystems und der Kopulationsorgane, die ja — und besonders die letzteren — erst in späteren Stadien auftreten, durch den Dotter alterirt wird. Auch ist kein Grund anzunehmen, dass die Herkunft von gewissen Keimblättern gerade durch den Dotter verändert werden könnte, da wir sonst nirgends die Keimblätterlehre durch Dotterreichthum gefährdet sehen. Es ist somit viel wahrscheinlicher, dass der Unterschied in der Entwicklung gerade durch tiefer liegende phylogenetische Ursachen bedingt wird.

Wenn uns die vorgehende Untersuchung über Tricladen dazu führte, dieselben von den Rhabdocölen herzuleiten, so fragt sich, wie sich die Polycladen zu den Tricladen verhalten? Wenn die Tricladen nicht von Polycladen abstammen, so stammen letztere vielleicht umgekehrt von ersteren ab, wie es Graff will. Doch weisen die Entwicklungsvorgänge bei Polycladen in nichts auf solche Abstammung hin. Andererseits haben wir Formen, wie *Ctenoplana* und *Coeloplana*, die wir nicht ignoriren dürfen. Uns scheint die Entstehung der Polycladen von Ctenophoren nach den Lang'schen Auseinandersetzungen sehr wahrscheinlich. Andererseits aber müssen wir auch an der Entstehung der Tricladen von Rhabdocölen festhalten. Die große Verschiedenheit in der Entwicklung beider Gruppen widerstreitet der Annahme nicht, dass sie beide verschiedene Äste darstellen, die auf verschiedener Höhe vom Stamme der Cölenteraten abgezweigt sind und durch kriechende Lebensweise die Organisation bekamen, die sie nun haben. Kriechende Cölenteraten finden wir ja nicht nur unter den genannten Ctenophoren, sondern auch unter Medusen. Dass die Embryonalentwicklung der Acölen (*Convoluta*) eine Gastrula aufweist, wie es unlängst Georgiewitsch beschrieben, spricht für ihre Entstehung von Cölenteraten, da ja wohl nicht der Polyp die Form der Gastraea wiederholt, sondern die Gastrula als frei schwimmende Larvenform den Typus des Polypen wiedergiebt. So sind vielleicht die Rhabdocölen aus irgend welchen kriechenden Cölenteraten entstanden und die Nähe des Ursprungs, d. h. das ähnliche morphologische Material und die gleiche Lebensweise führten zu so ähnlichen Gebilden, wie es die geschlechtsreifen Polycladen und Tricladen immerhin sind.

Zum Schlusse ein herzliches Dankeswort meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Schimkewitsch für manchen guten Rath, meinem Freunde Linko für die Anfertigung der Zeichnungen, der Biologischen Anstalt

auf Helgoland in Person ihres Leiters Herrn Prof. HEINCKE, die es ermöglichte, dass ich meine Untersuchungen an Polycladen, die ja so viel Zeit für ihre Regeneration beanspruchen, glücklich zu Ende führen konnte.

St. Petersburg, im November 1901.

Zusatz.

Als ich BARDEEN's interessante Arbeit (»On the Physiology of the Planaria maculata«, Americ. Journ. of Physiol., Vol. II, 1901) zu Gesicht bekam, lag meine Schrift in den allgemeinen Zügen schon fertig, wie es meine früher erschienenen vorläufigen Mittheilungen beweisen. Ein längerer Aufenthalt auf dem Lande hinderte mich, die Schrift druckreif, mit allen litterarischen Hinweisen zu versehen. Nachdem ich die BARDEEN'sche Schrift kennen lernte, zog ich es vor, in den Text keine weiteren Rückblicke auf dieselbe hineinzuzwängen, da die Gesichtspunkte, von denen wir an die Frage der Planarienregeneration herantraten, so verschieden sind, und so sich ungezwungen gegenseitig vervollständigen.

Litteratur.

D. BERGENDAL, »Studien über Turbellarien.« 1. Über die Vermehrung durch Quertheilung des Bipalium Kewense Mos. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. XXV. 1892.

F. BRAEM, »Was ist ein Keimblatt?« Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.

MAX BRAUN, »Über Dorpater Brunnenplanarien.« Arch. f. Naturk. Liv-, Esth- und Kurlands. Bd. IX.

E. BRESSLAU, »Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen.« Zool. Anzeiger. Bd. XXII. 1899.

CHICHKOFF, »Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades).« Archives de Biologie. Bd. XXII. 1892.

DRIESCH, »Die organischen Regulationen.« 1901.

VAN DUYNE, »Über Heteromorphose bei Planarien.« Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. LXIV. 1896.

S. FLEXNER, »The regeneration of the nervous system of the Planaria torva (maculata, and the anatomy of the nervous system of the double-headed forms).« Journ. of Morphology. Vol. XIV. 1898.

AL. GOETTE, »Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere.« Heft 1. 1881.

L. V. GRAFF, »Pelagische Polycladen.« Diese Zeitschr. Bd. LX. 1892.

L. V. GRAFF, »Monographie der Turbellarien.« I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.

L. v. Graff, »Monographie der Turbellarien.« II. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig 1899.

L. v. Graff, »Über die Morphologie des Geschlechtsapparates der Landplanarien.« Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. VI.

P. Hallez, »Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce.« Paris 1887.

P. Hallez, »Morphogénie générale et affinités des Turbellariés.« Trav. Mém. des Facultés de Lille. Mém. IX. 1892.

O. u. R. Hertwig, »Cölomtheorie.«

R. Hesse, »Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. 2) Die Augen der Plathelminthen, insbesondere der tricladen Turbellarien.« Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.

Er. Jaenichen, »Beiträge zur Kenntnis des Turbellarien-Auges.« Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.

Ijima, »Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Süßwasserdendrocölen (Tricladen).« Diese Zeitschr. Bd. XL. 1884.

Kennel, »Untersuchungen an neuen Tricladen.« Zool. Jahrb. Bd. III. (Anat.)

Kleinenberg, »Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus.« Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.

A. Lang, »Die Polycladen des Golfes von Neapel.« Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1884.

A. Lang, »Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen.« Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. III. 1882.

G. Lehnert, »Beobacht. an Landplanarien.« Arch. f. Naturgesch. LVII. Jahrg. 1892.

Loman, »Über den Bau von Bipalium Stimpson, nebst Beschreibung neuer Arten aus dem Indischen Archipel.« Bijdr. tot de Dierkunde. 14. Afl. 1888.

Ed. Meyer, »Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden.« (Russisch.) Arbeiten der Naturforsch. Gesellsch. bei der kaiserl. Kasanschen Universität. Bd. XXXI. 1897.

R. Monti, »La rigenerazione nelle Planarie marine.« Mem. R. Istit. Lomb. Sc. Lett. Cl. matem. Vol. XIX. 1900.

Morgan, »Regeneration in Bipalium.« Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. IX. 1899.

Morgan, »Regeneration in Planarians.« Ebenda. Bd. X. 1900.

Em. Racovitza, »Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes.« Arch. d. Zool. expérim. (3 série.) Tome IV. 1896.

A. Schneider, »Untersuchungen über Plathelminthen.« XIV. Jahresber. der Oberhessischen Gesellsch. der Naturheilkunde. Gießen 1873.

Eug. Schultz, »Über die Regeneration von Spinnenfüßen.« Trav. d. l. Soc. Sc. d. Natur. d. St. Pétersbourg. T. XXIX. livr. 1.

Eug. Schultz, »Aus dem Gebiete der Regeneration. I.« Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.

Selenka, »Zoologische Studien. II. Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien.« Leipzig 1881.

W. Voigt, »Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien.« Biol. Centralblatt. Bd. XIV. 1894.

Fr. v. Wagner, »Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma etc.« Zool. Jahrb. (Abth. Morph.) Bd. IV.

O. Zacharias, »Über Fortpflanzung durch spontane Quertheilung bei Süßwasserplanarien.« Diese Zeitschr. Bd. XLIII. 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

au, Auge;
c.a, Anlage der Kopulationsorgane;
D, Darm;
Ect, Ektoderm;
gen.h, Genitalhöhle;
gen.o, Genitalöffnung;
gh, Gehirn;
gz, Ganglienzellen;
i.ect, immigrirendes Ektoderm;
k.dr, Körnerdrüse;
l.m, Längsmuskeln;
m, Muskeln;
nc, Nervenkommissur;
n.f, Nervenfasern;
ov, Ovarium;
Par, Parenchym;
pen, Penis;
ph, Pharynx;
qu.m, Quermuskeln;
sbl, Samenblase;
s.n, Saugnapf;
s.z, Sinneszellen;
test, Testiculi;
ut, Uterus;
vag, Vagina;
v.def, Vas deferens;
x, ins Innere verwachsender Mittelpunkt des Regenerationsfeldes;
♂, männliche Genitalöffnung;
♀, weibliche Genitalöffnung.

Tafel I.

Tricladen (*Dendrocoelum lacteum*).

Fig. 1. Unnormal regenerirendes Vorderende von *Dendrocoelum lacteum*.

Fig. 2. Regenerirendes Hinterende von *Dendrocoelum lacteum* mit zusammengestoßenen hinteren Darmästen.

Fig. 3. Dasselbe auf späterem Stadium.

Fig. 4. Parenchym am regenerirenden Hinterende.

Fig. 5. Regeneration der hinteren Nervenstämme. 600/1.

Fig. 6. Regeneration des Gehirns.

Fig. 7. Regenerirendes Auge. 800/1.

Fig. 8. Schematischer Durchschnitt durch das Vorderende. Die Sinneszellen der Augen haben sich noch nicht mit dem ventralen motorischen Gehirntheil verbunden.

Fig. 9. Durchbruch der Kopulationsorgane nach außen. 600/1.

Fig. 10. Regenerirende Testiculi im Parenchym.

Fig. 11. Dasselbe.

Fig. 12. Weiteres Auswachsen der männlichen Keimdrüsen.

Fig. 13. Anlage der Genitalhöhle als Zellenanhäufung.

Fig. 14. Bildung der Genitalhöhle.

Fig. 15 Schema der Regeneration der Kopulationsorgane. *A*. Bildung der Genitalhöhle; *B*. Bildung zweier anderer Höhlen — des Uterus und der Penishöhle; *C*. weiteres Auswachsen derselben; *D*, Durchbruch des Uterus in die allgemeine Genitalhöhle und der letzteren nach außen.

Tafel II.

Leptoplana atomata.

Fig. 1. Verwachsung des vorderen Körperendes. *A—D*, Stadien der Verwachsung.

Fig. 2. Schema der Kopulationsorgane von *Leptoplana atomata.*

Fig. 3. Loslösung des Ektoderms von der Muskelschicht und Immigration der Ektodermzellen.

Fig. 4. Immigration der Ektodermzellen zur Bildung des Nervensystems.

Fig. 5. Dasselbe.

Fig. 6. Bildung der Ovarien.

Fig. 7. Dasselbe.

Fig. 8. Bildung der Testiculi.

Fig. 9. Bildung der männlichen Kopulationsorgane.

Fig. 10. Dasselbe.

Fig. 11. Bildung der weiblichen Kopulationsorgane.

Über specifische Strukturen der nervösen Centralorgane.

Von

Dr. Em. Rádl
Pardubitz (Böhmen).

Mit Tafel III—V.

In dieser Abhandlung soll bewiesen werden, dass verschiedene Theile der nervösen Centralorgane specifische Strukturen besitzen, welche von physiologischer Wichtigkeit sind. Der Gedanke, der mich bei dieser Untersuchung geleitet hat, ist, dass alle Theile des nervösen Centralorgans specifisch gebaut sind, d. h. dass zu einer einheitlich charakterisirten physiologischen oder psychologischen Eigenschaft dieses Organs auch eine ebenso specifisch, einheitlich charakterisirte Struktur desselben gehört; doch bin ich weit davon entfernt, einen nur einigermaßen allgemeineren Beweis dieser These zu liefern; Alles was ich heute thun kann, ist, dass ich die optischen und die olfactorischen Centra in jener Hinsicht prüfen werde, wobei nur noch anhangsweise auf andere Gebiete hingewiesen werden soll. Ich glaube durch diese Arbeit den Schritt gemacht zu haben in einer Richtung, welche nur sehr vorübergehend von den Autoren berührt worden ist; wenn es mir nicht gelungen ist, etwas tiefer in die ungemein interessanten sich hier darbietenden Probleme einzudringen, so möchte man darin weniger einen Vorwurf für mich, als einen Ansporn für sich selbst sehen, dorthin zu gelangen, wohin mir zu kommen noch nicht gelungen ist.

Ich werde mir zuerst erlauben, durch einige Angaben aus der Litteratur den heutigen Standpunkt in der uns interessirenden Frage zu charakterisiren. Die Spekulationen über die Beziehungen zwischen der Struktur und den Funktionen des Gehirns drehen sich um drei Punkte. Es ist dies zuerst die Theorie von den specifischen

Sinnesenergien von JOH. MÜLLER, dann die Ansichten über die Lokalisation der psychischen Erscheinungen im Gehirn und endlich die Neuronen-Theorie oder allgemeiner die Theorie von der Zusammensetzung des Gehirns aus den Zellen. — Was zuerst die erste Theorie, diejenige von den specifischen Sinnesenergien betrifft, so wird durch dieselbe ausgesagt, dass die physiologischen und psychologischen Erscheinungen, sofern sie an das Nervensystem gebunden sind, nicht nur von der Mannigfaltigkeit der äußeren Reize, sondern auch von etwas in dem Nervensystem selbst abhängig sind, was eben die specifische Energie desselben bildet. Worin diese specifische Energie oder Eigenschaft des Nervensystems zu suchen sei, das hat JOH. MÜLLER nicht entschieden, sondern er lässt die Frage offen, »ob die Ursachen der verschiedenen Energien der Sinnesnerven in ihnen selbst liegen oder im Hirn und Rückenmarkstheilen, zu welchen sie hingehen« und er bemerkt nur, »dass es gewiss ist, dass die Centraltheile der Sinnesnerven im Gehirn unabhängig von den Nervenleitern der bestimmten Sinnesempfindungen fähig sind[1]«. Auch die Frage nach der Beschaffenheit dessen, was man sich unter den Sinnessubstanzen (das Morphologische, welches den Sinnesenergien zu Grunde liegt) zu denken hat, hat JOH. MÜLLER unentschieden gelassen, so dass man darunter eben so gut irgend welche chemische Verbindungen, wie sichtbare histologische Strukturen verstehen kann.

Nach JOH. MÜLLER sollte man den Begriff der specifischen Sinnesenergie von dem der specifischen Reizbarkeit unterscheiden; so ist z. B. die specifische Energie des Gesichtssinnes die Licht- und Farbenempfindung, die specifische Reizbarkeit des Sehorgans besteht aber unter Anderem darin, dass dasselbe auf die Lichtwellen und nicht etwa auf chemische Agentien eingerichtet ist. Es ist einleuchtend, dass zwischen der specifischen Sinnesenergie und specifischen Reizbarkeit ein Zusammenhang besteht, welcher wahrscheinlich tiefer ist als die Theorie, wie sie von JOH. MÜLLER aufgestellt worden ist, zugeben will; thatsächlich haben auch viele Nachfolger J. MÜLLER's den Namen Energie und Reizbarkeit in der uns interessirenden Theorie promiscue gebraucht, so z. B. J. ROSENTHAL[2], wenn er von der specifischen Energie der motorischen und sekretorischen Nerven spricht, oder wenn E. HERING[3] den Leberzellen specifische Energie zuschreibt.

---

[1] Physiologie. II. 2. p. 249 ff.

[2] Biol. Centralbl. 1885.

[3] Lotos. V. Prag 1884.

Obwohl sich nach J. Müller keine eindeutigen Thatsachen finden ließen, welche erlauben würden, bestimmt zu behaupten, dass die Ursache der specifischen Sinnesenergie hier oder dort lokalisirt ist und worin sie eigentlich besteht, so haben es doch allgemeinere Theorien mit sich gebracht, dass man allmählich von der allgemeinen Aufstellung dieser Theorie durch J. Müller mehr und mehr abwich und es so zu sagen für ausgemacht hielt, dass die Ursache dieser Energie in einzelnen Zellen oder Zellengruppen liegen muss. Wie unbestimmt aber die Grundlage ist, auf welcher man diese Anschauung aufbaut, ist aus der neueren Geschichte dieser Theorie zu sehen.

H. Helmholtz[1] hat die Lehre von der specifischen Reizbarkeit durchgearbeitet (in der Yung-Helmholtz'schen Theorie von dreierlei Nervenfasern der Retina und in einer Erklärung des Corti'schen Organs); interessant ist zu sehen, dass er, der seine volle Aufmerksamkeit den peripheren Sinnesorganen gewidmet hat, die specifische Energie in das Gehirn, in die Gehirnzellen verlegt hatte, während die neueren Forscher, welche sich wieder vorzugsweise mit der Struktur der nervösen Centralorgane beschäftigt haben, die Ursachen der specifischen Energien in den peripheren Sinnesapparaten suchen. Denn es bemerkt z. B. A. v. Kölliker[2], »dass die Nervenzellen alle wesentlich dieselbe Funktion darbieten und dass die verschiedenen Leistungen derselben davon abhängen, dass die Beziehungen der Zellen zu ihrer Umgebung verschieden sind«. Unter der Funktion der Nervenzellen versteht A. v. Kölliker auch die Empfindungen und unter dem Worte Umgebung nicht etwa die jede Gehirnzelle umgebenden anderen Zellen, sondern darunter soll die Körperumgebung, d. h. die auf den Körper wirkenden Reize (Licht, Schall etc.) verstanden werden. Es folgt dies aus dem Satze Kölliker's, dass »eine Nervenzelle, die nur mit tonerzeugenden Apparaten in Verbindung steht, wird keine Gerüche vermitteln können und centrifugale Axonen, die nicht an Muskelfasern gehen, keine Bewegungen«.

Nach v. Kölliker entsprechen auch die Thatsachen seiner Anschauung, indem sich zwar gewisse Unterschiede zwischen verschiedenen Gehirngebieten auffinden lassen, dieselben aber nach seiner Meinung zu geringfügig sind, um physiologisch verwerthet werden zu können. — In ähnlicher Weise bemüht sich auch C. Golgi[3] zu beweisen, dass auch Rindengebiete von angeblich entgegengesetzter physiologischer Bedeutung wesentlich den gleichen Bau zeigen.

---

[1] Handbuch der physiol. Optik. 1894.

[2] Handbuch der Gewebelehre. II. 1896. p. 810 u. 812.

[3] Untersuchungen über den feineren Bau des periph. und centr. Nervensystems, übers. v. Teuscher. p. 186 ff.

In einem ähnlichen Sinne spricht sich auch W. Bechterew[1] aus. Er bemerkt, dass die Elemente des Nervensystems überall wesentlich gleichartig sind, auch in der Hirnrinde vermisst er trotz des sorgfältigsten Studiums solche Strukturverschiedenheiten, welche als ausreichende Erklärung für die Mannigfaltigkeit der Thätigkeiten dieser Hirnrinde geltend gemacht werden könnten. Nur die Richtung der Neurite ist nach ihm von Stelle zu Stelle verschieden. »Wenn sich aber demungeachtet die aufgenommenen Eindrücke qualitativ von einander unterscheiden, so müssen hierfür augenscheinlich die zur Aufnahme der Reize bestimmten peripheren Apparate verantwortlich gemacht werden.«

Einen anderen Standpunkt nimmt P. Flechsig[2] ein. Er hebt v. Kölliker gegenüber hervor, dass es thatsächlich Unterschiede im Bau verschiedener Gehirntheile giebt, denn die Art der Gruppirung der Nervenzellen ist von Stelle zu Stelle verschieden und diese Gruppirung muss als entscheidendes Moment betrachtet werden; eben die Feststellung der Art der Einfügung für jedes einzelne Nervenelement hält Flechsig für das Endziel aller anatomischen Erforschung der Centralorgane. Wie man sich nun konkret vorstellen soll, wie diese Art der Gruppirung der Gehirnzellen physiologisch resp. psychologisch verwerthet werden kann, ist am besten aus der Abhandlung von R. y Cajal[3] über das Chiasma opticum zu sehen, zu deren Übersetzung P. Flechsig ein Vorwort vorausgeschickt hat, in dem er zwar nicht alle Details annimmt, aber sich doch mit der Richtung dieser Abhandlung einverstanden erklärt. R. y Cajal nimmt in dieser Studie an, dass das Chiasma opticum nur bei den Thieren mit Linsenaugen vorhanden ist[4], und indem er weiterhin annimmt, dass das auf der Retina entstandene Bildchen durch die Nervenfasern des Opticus als solches weiter läuft, und sich in die Gehirncentra wieder als ein Bildchen projicirt (wobei noch angenommen wird, dass die Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Nervenfasern des Opticus unwesentlich sind[5]), kommt er auf die Ursache der Kreuzung: Gegenüber den äußeren Gegenständen sind bekanntlich die Bildchen auf der Retina verkehrt; die Abbildungen der Gegenstände, welche von einander im Raume am weitesten nach rechts und links entfernt sind, sind einander im Auge am nächsten (d. h. beide nasalwärts gelegt); da nun diese beiden Bildchen als solche ins Gehirn projicirt werden, so würde das totale Gehirnbild nicht dem äußeren Gegenstande entsprechen, sondern aus zwei verkehrten Theilen bestehen. Durch das Chiasma wird nun diese Umkehrung wieder korrigirt. Die anderen Kreuzungen im Gehirn und Rückenmark bilden wieder eine Korrektur der optischen Kreuzung, z. B. in so fern, als es nöthig ist, dass auf den linksseitigen Lichtreiz linksseitige motorische Reaktion folgen könnte.

---

[1] Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. 1899. p. 624, 625.

[2] Die Lokalisation der geistigen Vorgänge. Leipzig 1896. p. 81.

[3] Die Struktur des Chiasma opticum etc. Deutsch von J. Bresler. 1899.

[4] Die Nervenkreuzungen sind bei den Insekten und Crustaceen einerseits, wie bei den Arachniden andererseits in ähnlicher Art vorhanden, obwohl die ersteren Augen mit aufrechten, die letzteren mit umgekehrten Bildern besitzen.

[5] und noch andere Hypothesen macht, z. B. die von dem sog. panoramatischen Sehen der Thiere.

Man muss nicht die Einzelnheiten dieser Theorie beachten, obwohl sich gewiss sehr Vieles gegen dieselben einwenden ließe; der wesentlichste Punkt derselben ist, glaube ich, dass durch die Nervenfaser ein Stück des äußeren Bildes läuft und dass im Gehirn ein »geistiges Bild« entsteht, dem äußeren Gegenstande adäquat, wohlbemerkt, nicht eine unräumliche Vorstellung des äußeren Gegenstandes, sondern ein räumlich im Gehirn ausgedehntes Bild, eine thatsächliche Projektion des äußeren Gegenstandes und des Retinabildes. Ich glaube, dass dies eine Hypothese ist, welche einem jeden Unbefangenen zeigen muss, dass man auf diesem Wege gewiss nicht zu der Erkenntnis der Beziehungen zwischen den psychischen, physiologischen und anatomischen Thatsachen wird gelangen können.

Einen ausführlicheren Versuch, die Beziehungen zwischen der Struktur und den Funktionen des centralen Nervensystems zu erklären, hat S. Exner[1] unternommen. Seine Ansichten über die specifische Struktur des Gehirns, kurz zusammengefasst, sind die folgenden[2]. »Auch das Organ des Bewusstseins besteht aus Nervenbahnen im weiteren Sinne des Wortes und

α. alle Erscheinungen der Qualitäten und Quantitäten von bewussten Empfindungen, Wahrnehmungen und Vorstellungen lassen sich zurückführen auf quantitativ variable Erregungen verschiedener Antheile dieser Summe von Bahnen.

β. Zwei Empfindungen sind für das Bewusstein gleich, wenn durch den Sinnenreiz dieselben Rindenbahnen in demselben Maße in Erregung versetzt werden.

---

[1] Entwurf zu einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. I. Theil. 1894.

[2] p. 225.

γ. Zwei Empfindungen sind ähnlich, wenn wenigstens ein Theil der in beiden Fällen erregten Rindenbahnen identisch ist. Die Qualität der Empfindung und ihre Lokalisation sind demnach das Resultat der Erregungen verschiedener Bahnen der Großhirnrinde.«

Aus den citirten Worten, welche die Richtung der ganzen Abhandlung kurz charakterisiren, ist zu sehen, dass auch S. Exner aus den Leitungsbahnen alle psychischen Erscheinungen erklären will, oder wenigstens für erklärbar hält. In demselben Sinne, nur noch detaillirter, hat S. Exner dasselbe Princip auf die Erklärung gewisser optischer Erscheinungen, welche er »Diffusionserscheinungen« nennt, angewendet (ein Beispiel derlei Diffusion ist z. B., dass ein dicht bedruckter weißer Papierbogen, wenn er wenig beleuchtet ist, als homogen grau erscheint). Dass aber sein Leitungsprincip nur sehr spärlich die unbekannten Beziehungen zwischen dem Bau und der Thätigkeit der Retina beleuchtet, ist z. B. aus folgendem Satze ersichtlich: »Ob man wirklich die von der Neuronenlehre geforderte Zwischensubstanz als Träger der Bahnungen und die ‚horizontalen Zellen‘ als solche der Hemmung annehmen will, oder ob man es vorzieht, die Diffusion durch die ‚amakrinen Zellen‘, ... oder durch andere vermittelt sein zu lassen, eben so, ob man die Hemmungsvorgänge in andere Gebilde verlegt, ist vorläufig Geschmackssache.« Ich möchte nur noch glauben, dass, wenn es Jemandem mehr gefallen würde, diese Bahnungen und Hemmungen erst im Gehirn oder in den Beziehungen des Gehirns zu der Retina zu suchen, dass auch dagegen nicht wesentliche Gründe angeführt werden könnten. Kann die Unfruchtbarkeit derlei Versuche besser gezeigt werden, als durch den angeführten Verzicht von Exner auf jede deutlichere Erklärung?

Thatsächlich ist auch neuerdings v. Kries [1] in einer sehr scharfsinnigen Erörterung zu dem Schlusse gelangt, dass es unmöglich ist von der Erforschung der nervösen Leitungsbahnen die Lösung der wichtigsten Fragen, die Beziehungen zwischen der Struktur des Gehirns und seinen Funktionen betreffend, zu erwarten. Er weist darauf, dass es wohl manche Thatsachengebiete der Physiologie der nervösen Centralorgane und der Psychologie giebt, zu deren Verständnis die anatomischen Kenntnisse unentbehrlich sind, dass es aber auch viele andere giebt, welche klar genug verstanden und analysirt werden können, ohne auf die Anatomie eingehen zu müssen, welches nicht nur für dieses Gebiet sondern auch für andere Gebiete der

---

[1] Über die materiellen Grundlagen der Bewusstseins-Erscheinungen. Tübingen und Leipzig 1901.

Physiologie gilt. Ferner sei auf F. Schenck[1] hingewiesen, welcher ebenfalls, den Anschauungen von Verworn entgegen behauptet, dass nicht alle physiologischen Erscheinungen auf den morphologischen Begriff der Zelle reducirt werden können, indem sie einerseits in einer einzigen Zelle vor sich gehen (bei den Protozoen), andererseits an besondere Strukturen, an denen sich mehrere Zellen betheiligen, gebunden sind (bei den mehrzelligen Wesen).

Doch bleibt im Großen und Ganzen noch die Richtung vorherrschend, welche durch die oben referirten Theorien von v. Kölliker, P. Flechsig und S. Exner charakterisirt wurde. Die Ansichten, welche gegen diese Theorien angeführt werden, stützen sich immer noch mehr auf Hinweise auf ihre logischen Inkonsequenzen, auf die Unmöglichkeit durch dieselben alle einschlägigen Thatsachen gehörig zu erklären etc. als auf neue Thatsachen, auf welche andere Theorien, als die erwähnten, angewendet werden müssten.

I. Über die unrichtige Grundlage der Hypothesen, von welchen aus man die Beziehungen zwischen dem Bau und der Funktion der nervösen Centralorgane beurtheilt.

Aus der kurzen Übersicht der in der Einleitung referirten Abhandlungen bemerkt man, dass in der neueren Zeit das Hauptgewicht auf die Thatsache gelegt wird, dass das centrale Nervensystem eben so aus Zellen zusammengesetzt ist, wie die anderen thierischen Gewebe. Diese Richtung hat ihren besten Ausdruck in der Neuronentheorie gefunden; diese Theorie behauptet wesentlich zwei Punkte: erstens, dass das Gehirn in natürlich abgegrenzte Einheiten — Zellen — aufgelöst werden kann und zweitens, dass auch die physiologischen oder psychischen Thatsachen weit genug analysirt sich eben so in Elemente auflösen lassen, deren jedes je einer Zelle oder einer natürlich abgegrenzten Gruppe derselben entsprechen. In diesem Sinne hat schon Helmholtz die einzelnen Farbenempfindungen in einzelne Ganglienzellen verlegt und diese seine Hypothese haben sehr viele Autoren für eine große Errungenschaft unserer Wissenschaft betrachtet: man spricht dann von der specifischen Energie der einzelnen Ganglienzellen oder Neuronen, von der Ladung und Entladung derselben, von dem in den Ganglienzellen lokalisirten Gedächtnis etc.

Wenn man nun aber untersucht, worauf diese Zurückführung aller histologischen wie physiologischen Erscheinungen auf die Zellen und Zellenthätigkeiten basirt, so findet man einerseits die Thatsachen, dass einfache Zellen sehr verschiedenartige Funktionen ausüben können, wie z. B. bei den Protozoen, und andererseits die anerkannte Thatsache, dass das Centralnervensystem aller Organismen aus Zellen zusammengesetzt ist. Aus diesen beiden Prämissen macht man den, wie ich glaube, unrichtigen Schluss, dass das Gehirn so zu sagen nur ein Aggregat von selbständigen Einheiten, eben den Zellen ist. Die Unrichtigkeit dieses Schlusses besteht in Folgendem: Man nimmt stillschweigend an, dass das Gehirn nicht anders analysirt werden kann, als dass man bei fortschreitender Analyse auf die Zellen kommen muss — ob man nun bei denselben als bei den letzten Einheiten bleiben will, oder in denselben noch mehr elementare Theile annimmt. Ganz gewiss sprechen gegen diese Annahme die neueren Entdeckungen der Primitivfibrillen, welche durch mehrere Zellen kontinuirlich laufen; es lassen sich aber auch allgemeinere Gründe gegen die erwähnte Annahme anführen. Dieselbe würde nämlich nur dann plausibel erscheinen, wenn verschiedene Theile des Centralnervensystems nichts anderes Charakteristisches aufweisen würden als irgend welche Unterschiede in ihrer Zusammenfügung aus Zellen. Wenn man aber zuerst einen analogen Fall als Beispiel wählt, so findet man, dass z. B. der Muskel nicht überhaupt aus Zellen besteht, sondern aus ganz besonders gebauten Zellen. Das was den Muskel zu einem Muskel macht, das, wodurch wir denselben bequem und eindeutig charakterisiren können, ist nicht eine Zusammenfügung aus soviel und soviel solcher und solcher Zellen, sondern es ist dies seine spindelförmige Form, seine Längsstreifung und eventuell Querstreifung, seine Innervationsart u. s. f., alles Eigenschaften, welche augenscheinlich viel mehr charakteristisch für den Begriff »Muskel« sind als die Eigenschaft, dass der Muskel aus Zellen zusammengesetzt ist. Es ist also natürlicher einen Muskel nach den Arten seiner Streifung, nach seiner Innervation u. s. f. zu analysiren als nach der Zusammensetzung aus den Zellen. In diesem Falle sind die Verhältnisse zu augenscheinlich, als dass man jemals auf den Gedanken kommen würde, besonderes Gewicht darauf zu legen, dass der Muskel die Summe der ihn zusammensetzenden Zellen ist, wie man es in der Lehre von dem Nervengewebe thut. Es handelt sich also, wie ein Jeder vielleicht einsieht, nicht um die Thatsache, ob ein Nervencentrum aus Zellen zusammengesetzt ist oder nicht, sondern um die Bedeutung, welche man dieser Thatsache beilegen soll, darum ferner, ob es nicht natürlicher wäre, dieses Nervencentrum anders als in die Zellen zu zerlegen.

---

[1] Physiologische Charakteristik der Zelle. Würzburg 1899.

Ein jedes Ganzes können wir theoretisch in eine unendliche Anzahl von Summen theilen und in jedem einzelnen Falle werden die einzelnen Summenglieder nach einem anderen Gesetze gebildet sein; wir können z. B. das Gehirn als die Summe einer Schnittserie oder als die Summe von einer gewissen Anzahl Kubikcentimeter Gehirnmasse, als die Summe der dasselbe zusammensetzenden chemischen Substanzen oder auch als die Summe aller dasselbe zusammensetzenden Zellen auffassen; ein Schnitt jener Serie, ein Kubikcentimeter Gehirnmasse, ein Atom, eine Zelle sind in jedem einzelnen Falle die letzten Theile, die einzelnen Summenglieder; die Art wie diese Glieder in jedem einzelnen Falle summirt werden müssen, ist verschieden und ganz gewiss ungemein verwickelt. Auch die physiologischen und psychischen Erscheinungen des Gehirns kann man auf verschiedene Art analysiren; es ist nur ein Fall aus vielen möglichen, wenn man z. B. die subjektiven Lichterscheinungen nach ihrer Qualität und Intensität unterscheidet. Man könnte z. B. das Gehirn sich in Kubikcentimeter getheilt denken und nun suchen, wie müssen die psychischen Erscheinungen analysirt werden, auf dass jedem einzelnen Kubikcentimeter Gehirnsubstanz eine bestimmte Gruppe der psychischen Erscheinungen entsprechen würde. Selbstverständlich wird Niemandem einfallen, diesen sonderbaren Gedanken durchzuführen; ich führe ihn nur desshalb an, um zu veranschaulichen, auf welchen logischen Grundlagen die Theorien von dem Zusammenhange der Struktur und Thätigkeit des Gehirns aufgebaut sind; eben so wie es Thatsache ist, dass das Gehirn aus Zellen zusammengesetzt ist, und dass auf jede einzelne Zelle bestimmte psychische und physiologische Erscheinungen bezogen werden können, eben so ist es Thatsache, dass in der Mannigfaltigkeit der physiologischen und psychischen Erscheinungen etwas jedem Klümpchen Gehirnmasse, welches in einem Kubikcentimeter enthalten ist, entsprechen muss; es handelt sich aber darum, wie praktisch, wie natürlich eine solche Analyse sein wird.

Dadurch also, dass man behauptet, dass sich die physiologischen und psychischen Erscheinungen auf einzelne Zellen beziehen lassen, behauptet man nicht etwas, zu dessen Entdeckung man ausgedehnter Untersuchungen nöthig hätte; das ist nur ein Postulat, ein »geben wir zu« und von diesem Postulate ausgehend muss man erst durch konkrete Studien zu beweisen suchen, ob dieses Postulat ein natürliches war. Darin steckt der logische Fehler derjenigen, welche in dem Gedanken, dass das Gehirn aus Zellen zusammengesetzt ist und dass auf jede dieser Zelle oder Zellengruppe specifische Funktionen bezogen werden können, eine große Errungenschaft tiefer Forschung sehen. Der thatsächliche Fehler, den nun die erwähnten Theoretiker machen, liegt in den Konsequenzen, welche sie aus jener Hypothese ziehen. Sie behaupten nämlich, dass die Elemente, auf welche heute die Psychologie ihre Erscheinungen zurückgeführt hat, dass es eben diese sind, welche den einzelnen Zellen oder Zellengruppen des Nervensystems entsprechen, ohne zu beachten, dass morgen Jemand auftreten kann, der die psychischen Thatsachen wird ganz anders analysiren wollen, als in Empfindungen, Vorstellungen u. s. f.; was wird dann aus allen den Theorien sein, welche die z. B. grüne Farbe in diese Zelle, die rothe in jene etc. lokalisiren und vergessen, dass die rothe, die grüne und ähnliche Farbe nur eine Abstraktion aus einer großen psychischen Mannigfaltigkeit ist? Keine Farbe ist roth überhaupt, denn man unterscheidet verschiedene Sättigungen von Roth, Grün etc., und welche Thatsache bürgt dafür, dass es nicht ein bestimmter Sättigungsgrad beliebiger Farbe nicht ist, der auf je eine Zelle gebunden wird, sondern eine bestimmte Farbe? Denn thatsächlich kennen wir keine Eigenschaften der Zelle, welche wir z. B. mit dem psychologischen Begriff »Roth« in gesetzmäßigen Zusammenhang bringen könnten; Alles was wir darüber sagen können, bleibt bloß eine Vermuthung. Es liegt also ein Fehler darin, anzunehmen, dass die psychologischen Elemente, auf welche man heute die psychologischen Erscheinungen zurückführt, den morphologischen Elementen, in welche man das Gehirn eben analysirt hat, d. h. den Zellen, entsprechen, und der Fehler liegt nicht in der Unmöglichkeit einer solchen Annahme, sondern darin, dass diese Annahme nicht als eine Möglichkeit, sondern als apriorische Wahrheit betrachtet wird.

Ich möchte also die Lösung des Problems, die Beziehungen zwischen der Struktur und den Funktionen des Nervensystems in einer anderen Richtung suchen; ich möchte das zu erforschende Problem folgendermaßen formuliren: Das Nervensystem unterscheidet sich histologisch in mehreren Punkten von anderen Geweben des Gesammtkörpers; diesen Unterschied in einem möglichst klaren Begriff auszudrücken, ist die Aufgabe, durch deren Lösung wir uns der Erkenntnis dessen nähern, was wir den morphologischen Begriff des Nervensystems nennen. Ferner finden sich innerhalb des Nervensystems bestimmte Strukturen, welche von Stelle zu Stelle verschieden sind; je klarer wir das Wesentliche dieser Strukturen und die unterscheidenden Merkmale derselben ausdrücken können, desto tiefer dringen wir in die Erkenntnis des Nervensystems. Es lässt sich ferner finden, dass morphologisch eigenthümlich charakterisirte Theile des Centralnervensystems auch besondere physiologische Eigenschaften haben und aus den physiologischen Untersuchungen lässt sich dann auf die Beziehungen bestimmter morphologischer Eigenschaften zu ganz bestimmten physiologischen schließen. Wenn ich endlich finde, dass bestimmte Theile des Centralnervensystems bei äußerlich verschiedenartiger Struktur dieselbe physiologische Rolle (in irgend einem Punkte) haben und in denselben einige strukturelle Ähnlichkeiten finde, so schließe ich, dass es eben diese strukturelle Ähnlichkeiten sind, welche jenen gemeinsamen Funktionen zu Grunde liegen.

Diese Gesichtspunkte sollen in dieser Abhandlung angewandt werden; es wird sich zeigen, ob man mit Hilfe derselben weiter und zu bestimmteren Resultaten vordringt als durch die Untersuchung der Leitungsbahnen und der Neurone.

II. Über specifische Strukturen in den optischen Ganglien.

Wir stoßen gleich am Anfange unserer Untersuchung auf ein Problem, das bisher nicht nur nicht gelöst worden ist, sondern dessen Bedeutung man nicht einmal klar genug erwogen hat. Allen höher differenzirten Sehorganen sind selbständige Gruppen von Ganglienzellen mit ihren Ausläufern angehängt, welche man Ganglien nennt; welche Bedeutung haben denn diese Ganglien? Ob man bei den Würmern, z. B. bei *Alciope* einen Gehirnabschnitt als Ganglion opticum oder Lobus opticus nennen darf, ist bisher nicht entschieden; von den Mollusken haben aber die Cephalopoden ein sehr verwickelt gebautes nervöses Sehcentrum, und auch bei *Pecten* und ihm verwandten Gattungen erlauben die zwischen der Linse und den Stäbchen liegenden Schichten vielleicht schon den Namen eines Ganglion opticum. Einer eingehenden Analyse wird es vielleicht gelingen, auch in dem Gewirr der Nervenfäserchen innerhalb des großen Fühlerganglions von *Helix* den Theil isolirt darzustellen, welcher als Sehcentrum anzusprechen wäre. Bei allen mit Sehorganen versehenen Arthropoden, die einfachsten Typen vielleicht ausgenommen, giebt es sogar eine ganze Gruppe von Ganglien, welche als selbständige Sehcentren fungiren, und zwar nicht nur bei den zusammengesetzten Seitenaugen, sondern auch oft bei den (einfachen)

Frontaugen. Bei den Wirbelthieren sind bekanntlich besondere optische Centren wie in dem Auge selbst, so auch in dem Gehirn entwickelt.

Warum sind hier besondere Augenganglien entwickelt, d. h., warum ist das Auge nicht direkt mit dem Gehirn oder sogar mit den Muskeln und anderen durch Nerven verbunden? Auf diese Frage bekommen wir nur sehr allgemeine Antworten, so z. B., dass in diesen Ganglien die optischen Eindrücke bearbeitet werden, dass diese Eindrücke von dort wie von einer Centralstation in andere Theile des Nervensystems vertheilt werden, indem dort die Anzahl der ein- und austretenden Bahnen verändert wird, und ähnliche Antworten, wenn überhaupt welche, werden gegeben. Was aber unter der Bearbeitung der Lichteindrücke zu verstehen sei, oder warum zu jener Vermehrung oder Verminderung oder überhaupt Veränderung der Nervenbahnen ein Ganglion nöthig ist und dies nicht in einem Nerven geschehen kann, darüber weiß Niemand eine befriedigende Antwort zu geben und doch sieht ein Jeder ein, dass erst, wenn das Letztere beantwortet wäre, erst dann das Erstere den Werth einer Erklärung haben würde. Denn wenn ich mir unter dem Worte »Bearbeitung der Lichteindrücke« gar nichts Konkretes vorstellen kann, so weiß ich nicht, wozu diese Erklärung eigentlich dienen sollte; und wenn ich nicht einsehe, dass eine Veränderung der Anzahl der Nervenfibrillen innerhalb eines scharf umschriebenen Ganglions geschehen muss, oder dass sie dort thatsächlich geschieht, so ist auch diese Erklärung für mich werthlos.

Es ist auch nicht möglich, sich mit der Antwort zu befriedigen, dass sich diese Augenganglien allmählich mit zunehmender Differenzirung des Auges entwickelt haben, da man ja sehen kann, dass die minder entwickelten Augen besonderer Ganglien entbehren, dass dieselben bei den höher entwickelten zuerst undeutlich und erst bei den höchst entwickelten deutlich gegen das Gehirn abgegrenzt sind. Denn eine solche Antwort ist zuerst gar keine Antwort auf unsere Frage; zugegeben, dass sie auch richtig wäre, so hat sie uns gar nichts darüber erklärt, in welcher morphologischen und physiologischen Eigenschaft des Auges es liegt, dass dasselbe, zu einer bestimmten Differenzirung gelangt, ein selbständiges Ganglion bekommt, und ferner ist jene Antwort auch im Sinne der Phylogenetiker von sehr geringem Werthe, da sie uns gar nichts Bestimmtes darüber sagen kann, warum die Augen, welche offenbar auf verschiedenen morphologischen Grundlagen gebaut sind (Mollusken-, Arthropoden-, Vertebraten-Augen), in dieser einen Eigenschaft, in dem Besitze eines Notabene ähnlich gebauten Ganglions einander ähnlich sind. Die Werthlosigkeit jeder phylogenetischen Erklärung unseres Problems bemerkt man, wenn wir demselben eine etwas andere Fassung geben. Auch andere Sinnesapparate oder überhaupt Körpertheile besitzen ihre besonderen Ganglien; von diesen allen unterscheiden sich die Augenganglien durch besondere Eigenthümlichkeiten (wie weiter unten gezeigt werden soll); es kann demgemäß gefragt werden, was es an einem Augenganglion ist (welch eine Struktur oder Beschaffenheit), welche dasselbe eben zu dem Augen-Ganglien macht und ferner, wie wird dieses Charakteristische der Augenganglien dort realisirt, wo noch keine selbständigen Ganglien vorhanden sind, wie es der Fall ist bei den weniger entwickelten Augen.

Man werfe mir nicht vor, dass das hier aufgestellte Problem zu grüblerisch, dass dasselbe unlösbar ist. Die historisirende Methode, welche in allen biologischen Erscheinungen nur Entwicklung sieht, ist zwar derlei Problemen fern; man kann sich aber nur einmal das Vorhandensein solcher Probleme klar vorstellen, und man findet, dass dieselben ein weit interessanteres Untersuchungsgebiet darbieten als alle phylogenetischen Spekulationen; und wenn auch der Weg zu ihrer Lösung schwierig ist, und sich nicht beim ersten Versuch auffinden lässt, so bereitet wieder die Entdeckung desselben weit mehr Vergnügen als die öden Probleme der Phylogenie je Einem bereiten können.

Um zu unserem Problem zurückzukehren, so rücken wir der Frage nach dem Wesen der Augenganglien viel näher, wenn wir eine nur halbklare Vorstellung davon haben würden, was ein Ganglion überhaupt ist; sucht man aber nach einer klaren Definition desselben, so findet man, dass ganz gewiss dazu eine Gruppe von Ganglienzellen gehören muss, dass diese Ganglienzellen mit einem peripheren Organ und andererseits mit anderen nervösen Centren verbunden zu sein pflegen, aber ein Jeder fühlt die Unbestimmtheit derlei Angaben und nach etwas Bestimmteren sucht man vergebens. Von unserer Unkenntnis über die wesentlichen Eigenschaften eines Ganglion überzeugt man sich, wenn man versucht einige konkrete Fragen zu beantworten, wie z. B. ob sich unabhängig von dem centralen Nervensystem Ganglien entwickeln können (ob alle Ganglien segmentaler Natur sind), oder die Frage, mit welchem Rechte z. B. C. Claus[1] die kleinen Zellengruppen, welche er unter den Sinnesborsten der Arthropoden beschreibt, Ganglien nennt. Diese Unklarheit, welche dem Begriffe des Ganglion anhaftet, hat ihre Ursache zum großen Theile in der induktiven Natur der biologischen Wissenschaft, dass wir nämlich über das Ganglion nichts wissen können, als was wir aus verschiedenen morphologischen und physiologischen Thatsachen abstrahiren, und darum nicht eher auf einen klaren Begriff des Ganglion kommen können, bevor wir nicht alle hierher gehörigen Thatsachen gut analysirt kennen. Trotzdem aber dies ein Ziel der Forschung ist, welches fast in unendlicher Zukunft zu erreichen ist, so müssen wir uns doch bemühen, auf Grund unserer dermaligen Kenntnisse uns eine möglichst klare Vorstellung davon zu bilden, was ein Ganglion ist.

---

[1] Arb. zool. Inst. Wien 1879.

Bei unseren nachfolgenden Untersuchungen werden wir wesentlich nur von Ganglien sprechen, welche ziemlich stark differenzirt sind und bei solchen könnte man glauben, dass keine Zweifel entstehen können, was man ein Ganglion nennen soll. Doch auch hier stößt man auf Schwierigkeiten: man sagt z. B., dass die Decapoden vier Augenganglien besitzen und theilt die im Augenstiel vorhandene nervöse Masse desshalb in vier Ganglien, weil dieselbe in vier räumlich getrennte und nur durch Fibrillenbündel verbundene Zellen- und Punktsubstanzmassen gesondert werden kann. Nun aber besteht das vierte Ganglion, das dem Gehirn am nächsten liegende, wieder selbst aus mehreren und deutlich von einander abgegrenzten Zellen- und Punktsubstanzmassen, welche unter einander auch durch Faserbündel, die wohl sehr kurz sind, verbunden sind; soll man diese kleineren Massen auch Ganglien nennen? Wenn man an eine nähere Analyse des Bauchstranges der Arthropoden tritt, so muss man mit denselben Schwierigkeiten kämpfen. Mehrere Ganglien verschmelzen z. B. im Thorax zu einer äußerlich einheitlichen Masse, in welcher sich aber bei näherer Durchsicht kleine Inseln auffinden lassen; mit welchem Rechte nennt man die ganze thorakale Nervenmasse ein Ganglion, während man bei anderen Gattungen, wo die Verschmelzung nicht so weit vorgedrungen ist, von mehreren Ganglien spricht, und wie definirt man den Unterschied zwischen den Thorakalganglien (z. B. von *Carcinus*) und einem Abschnitt derselben, z. B. dem Theile, welcher das erste Fußpaar innervirt? Das sind Probleme, welche von den vergleichenden Anatomen kaum berührt werden (man begnügt sich mit der nichtssagenden Behauptung, dass ein größeres Ganglion aus kleineren Ganglien zusammengesetzt ist), und doch, wenn überhaupt der Begriff des Ganglion einige Wichtigkeit hat, — und gewiss hat er sie — so muss der Versuch gemacht werden, dieses Problem wenigstens klar aufzufassen.

Um etwas, wenigstens annähernd Klares, vor den Augen zu haben, wenn wir von einem Ganglion sprechen werden, wollen wir vorläufig für unseren Zweck als Ganglion eine Anhäufung nervöser Substanz nennen (welche wie jede andere lebendige Masse in Zellen differenzirt ist), welche räumlich gegen die Umgebung begrenzt ist und von welcher wir annehmen (und möglichst auch beweisen wollen), dass sie morphologisch einheitlich gebaut und physiologisch eine einheitliche Funktion hat. Es lässt sich nicht behaupten, dass diese Definition die bestmögliche sei; aber sie bildet für die konkrete Untersuchung so zu sagen ein Schema, in welches die Thatsachen eingezeichnet werden können; es ist möglich, dass sich bei fortschreitenden Untersuchungen ein anderes mehr passendes Schema wird anführen können; dies kann uns aber nicht der Pflicht entheben, uns eine einheitliche Vorstellung von dem Ganglion schon jetzt zu bilden, auf dass unsere Untersuchungen nicht unzusammenhängende Anhäufungen von vereinzelten Beobachtungen wären. Wir befinden uns dabei in einem bewussten Gegensatze zu denjenigen Forschern, welche es für unmöglich halten, eine allgemeine Definition des Ganglions zu geben und welche es vorziehen, statt des Begriffes eine Reihe der Thatsachen anzuführen, an deren Anfang die Ganglienzelle gestellt wird, dann mehrere Zellen, dann ein einfaches Fasergeflecht dazu, und diese Elemente verwickelter und verwickelter, bis am Ende uns ein menschliches Gehirn vor die Augen vorgeführt wird. Dieser Darstellungsart wollen wir nicht folgen, da durch dieselbe unsere Unkenntnis von dem wahren Wesen des Nervensystems nicht beseitigt, sondern nur verdeckt wird.

Das erste Augenganglion der Arthropoden, das gleich hinter dem Auge folgende, habe ich schon bei verschiedenen Arthropoden beschrieben und verschiedene Eigenthümlichkeiten desselben hervorgehoben. Ich habe dasselbe von *Virbius*[1] und anderen Decapoden, von *Squilla*[2] und von *Stenobothrus*[2] beschrieben und auf das Charakteristische seiner Struktur hingewiesen. Bei allen Arthropoden bildet dasselbe eine nach außen konvexe und nach innen konkave ziemlich dünne Schicht der nervösen Substanz, welche wieder aus mehreren koncentrischen Schichten zusammengesetzt ist. Um eine allgemeine

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900.

[2] Ibid.

Vorstellung von der Form dieses Ganglion zu haben, mag man dasselbe auf der Fig. 3 Taf. V ansehen, wo es schwach vergrößert in seinen Umrissen dargestellt ist. Distal, hinter der Basalmembran des Auges liegen einige Schichten von dunkel gefärbten Kernen (Zellen), deren Fortsätze nach dem Ganglion zu eine Schicht von horizontal verlaufenden Fasern und noch mehr nach innen ein sehr inniges Geflecht von feinen und feinsten Fäserchen bilden, welches Geflecht im Folgenden immer als Punktsubstanz[1] genannt werden soll. Innerhalb der Punktsubstanz dieses Ganglions haben schon mehrere Autoren besondere Gebilde beschrieben, welche kurz als dichtere Anhäufungen von Punktsubstanz charakterisirt werden können und welche sehr regelmäßig in der Punktsubstanz vertheilt sind und ihrer Zahl nach den Ommatidien im Auge entsprechen. In der schematischen Fig. 3 Taf. V sind diese Gebilde durch schwarze Striche angedeutet. Diese Gebilde hat schon B. T. LOWNE[2] beschrieben und denselben eine analoge Funktion wie den Ommatidien zugeschrieben, ferner hat sie J. CARRIÈRE[3] bei *Musca* untersucht und für Anschwellungen der Tracheenästchen gehalten; G. H. PARKER[4] hat in diesen Gebilden mit der Methylenblauinjektion dichte Verzweigungen der Nervenfibrillen beobachtet. Ich selbst[5] habe gefunden, dass diese dichten Ansammlungen von Punktsubsanz theils aus dunkel sich färbender homogener Substanz, theils aus feinen Fäserchen zusammengesetzt sind, die ich Neurogliafäserchen genannt habe, wodurch ich nur ihren histologischen Unterschied von den Nervenfibrillen hervorheben, aber nichts über ihre wahre Bedeutung aussprechen wollte. Ferner habe ich nachgewiesen, dass die aus dem Auge in das erste Ganglion kommenden Nervenfasern durch die Punktsubstanz desselben hindurchlaufen, ohne in derselben sich zu verzweigen oder zu endigen.

---

[1] Für das innige Geflecht oder Netz der Nervenfibrillen, welchen noch Fäserchen und überhaupt Elemente anderer als nervöser Natur zugemischt sind, und welches für die nervösen Centren der Evertebraten so charakteristisch ist, wurden bekanntlich mehrere Namen vorgeschlagen: Punktsubstanz (LEYDIG), Marksubstanz (DIETL), Neuropile (HIS), masse médullée (VIALLANES), Molekularsubstanz (Stratum moleculare, WALDEYER) u. a. ä. Es ist aber die Bedeutung der Einführung dieser Namen nicht einzusehen, nicht darum, weil es überhaupt unrichtig wäre neue Bezeichnungen in diesem Falle zu wählen, aber der Grund dafür ist nicht stichhaltig genug. Das von LEYDIG eingeführte Wort Punktsubstanz führt nicht leicht zu Missdeutungen, und es ist nicht nur sein Fehler, dass es uns nichts über das Wesen der Punktsubstanz sagt; denn Niemand hat bisher etwas Anderes als mehr oder weniger begründete Theorien über den Bau der Punktsubstanz bringen können. Ein Jeder weiß, was mit dem Worte Punktsubstanz gemeint wird, und desshalb halte ich mich an dieses Wort. Eine andere Frage ist die Punktsubstanz begrifflich klar aufzufassen; wie schwierig dies ist, wird aus den oben referirten Thatsachen zu sehen sein.

[2] Trans. Linn. Soc. 1878.

[3] Biol. Centralbl. 1885/1886.

[4] Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XII. 1895.

[5] Archives d'anat. microsc. 1898. — Sitzungsber. böhmische Gesellsch. Wiss. 1899. — Diese Zeitschr. 1900.

Die Regelmäßigkeit in dem Bau des ersten Ganglion kann aber noch weiter verfolgt werden. Die Fig. 2, Taf. III zeigt uns einen Theil des Längsschnittes durch die Punktsubstanz des ersten Ganglion bei *Musca*. Die Schnittrichtung ist so zu denken, dass sie die Ommatidien, welche distal von der Punktsubstanz (in der Richtung *om*) zu denken sind, längsgeschnitten würden. Das Gehirn sammt allen optischen Ganglien ist bei *Musca* leicht aus dem Kopfe herauszupräpariren, wenn man den Kopf derselben von hinten aufmerksam öffnet und die nun sichtbare Gehirnmasse mit einem kleinen Skalpell herausnimmt. Alkoholsublimat ist ein gutes Konservirungsmittel für dasselbe, und als Färbungsmittel habe ich meistens das Hämatoxylin (DELAFIELD, BENDA) benutzt. Kein anderes Färbungsmittel hat mir so klare Bilder gegeben als diese einfach zu behandelnden Flüssigkeiten. Schon bei schwächeren Vergrößerungen erscheinen an dem Ganglion die oben erwähnten Schichten und die Punktsubstanzschicht desselben tritt als eine scharf an allen Seiten begrenzte Masse hervor. Dieselbe besteht aus abwechselnd helleren und dunkleren Streifen, welche ihrer Anzahl nach den Ommatidien des Auges entsprechen. Bei starker Vergrößerung findet man nun, dass diese dunklen Streifen nicht homogen sind, sondern dass dies eigentlich röhrenförmige Gebilde sind, deren dunkler gefärbte Wände aus einem sehr feinen und dichten Geflecht von Fibrillen besteht. Das Lumen der Röhren ist nicht leer, sondern ist von einem lockeren Geflecht von Fibrillen gefüllt, welche oft etwas dunkler gefärbt erscheinen als die Fibrillen in den Wänden. Ganz nahe an den inneren Seiten dieser Röhren sind oft etwas dickere dunkel gefärbte Fäserchen zu sehen, welche an die Nervenfibrillen erinnern, immerhin aber viel dünner sind als die Nervenfäserchen, welche durch die Punktsubstanz laufen. Fig. 2, Taf. III veranschaulicht diese Verhältnisse. Die Abstände zwischen den einzelnen Röhren sind durch ein etwas heller gefärbtes Punktsubstanzgeflecht gefüllt; in diesen Zwischenräumen laufen auch die Nervenfibrillen hindurch.

Über die Form der Punktsubstanzröhren belehrt uns der Querschnitt durch das Ganglion, der auf der Fig. 7, Taf. III abgebildet ist.

Die quergeschnittenen Röhren erscheinen hier als in regelmäßigen Reihen angeordnete dunkle Kränzchen von dichter Fibrillenmasse und sind von einem weitmaschigen Netz gefüllt, welches in einigen derselben fehlt; fast regelmäßig erscheint jedes Röhrchen als aus zwei kleineren Röhrchen zusammengesetzt; in einigen Fällen sind dieselben vollständig von einander gesondert, in anderen ist die Theilung nur mehr oder weniger deutlich angedeutet; die inneren Wände der Röhrchen sind ziemlich glatt, die äußeren gehen in das mehr lockere Punktsubstanzgeflecht der Umgebung über. Zu beiden Enden sind die Röhrchen nur durch die Punktsubstanz geschlossen. Diese dunklen Punktsubstanzröhrchen geben der Punktsubstanz des ersten Ganglion ein sehr eigenthümliches Gepräge; die Ähnlichkeit seiner Struktur mit derjenigen des zusammengesetzten Auges lässt sich nicht verkennen, und zwar liegt dieselbe nicht nur in dem Vorhandensein der den Ommatidien analogen Röhrchen überhaupt, sondern auch in der charakteristischen Anordnung derselben, indem sie regelmäßige Quer- und Längsreihen bilden. Man könnte verleitet sein, diese Struktur durch eine Zufälligkeit zu erklären, nämlich dadurch, dass die Nervenfäserchen, welche das Auge verlassen, durch ihre Anordnung in dem Auge noch auf das Ganglion wirken und in demselben eine ähnliche Struktur hervorrufen, welcher aber sonst keine Bedeutung zuzuschreiben sei. Diese Erklärung, so plausibel sie auch scheinen mag, ist aber aus dem einfachen Grunde nicht annehmbar, dass die Nervenfasern nicht in derselben Anordnung, welche sie im Auge hatten, in das erste Ganglion eintreten. Aus den Ommatidien heraustretend, treten nämlich diese Nervenfasern zu Bündeln zusammen, in welchen sie ihre ursprüngliche Anordnung verlieren, und es lässt sich ganz gut konstatiren, dass dieselben zu der Punktsubstanz des Ganglion angelangt, nicht den nächsten Weg durch dasselbe wählen, sondern dass viele derselben zuerst horizontal über der Punktsubstanz laufen und erst auf einer anderen Stelle in dieselbe dringen. Thatsache ist also, dass die gegenseitige Lage der Nervenfasern zwischen dem Auge und dem Ganglion gestört wird und doch entstehen in dem Ganglion analoge Strukturen wie in dem Auge.

An der regelmäßigen Struktur der Punktsubstanz in dem ersten Augenganglion nehmen auch die Nervenfibrillen Theil. An der Fig. 7, Taf. III, welche den stark vergrößerten Querschnitt durch das erste Ganglion von *Musca* darstellt, finden wir zwischen den oben beschriebenen dunklen Röhrchen leere Räume innerhalb der lockeren

Punktsubstanz, welche ebenfalls eine mehr oder weniger ausgesprochene Tendenz zur Verdoppelung zeigen, und in jedem solchen Raume liegen zwei sehr dunkelgefärbte Querschnitte der durch die Punktsubstanz ziehenden Nervenfibrillen; an einigen Stellen, wo die Lücke in der Punktsubstanz deutlicher in zwei Theile gesondert ist, liegt in jeder Hälfte eine Fibrille. An dem Längsschnitt durch das Ganglion finden wir diese Fibrillen ihrer Länge nach orientirt. Sie laufen durch die Punktsubstanz (Fig. 2 Taf. III) zwischen den dunklen Röhrchen als scharf kontourirte, dunkelblau gefärbte Fäserchen hindurch, ohne ihre Individualität innerhalb der Punktsubstanz zu verlieren, weder verzweigen sie sich, noch endigen sie hier, sondern verlassen unverändert an anderer Seite wieder die Punktsubstanz. Nur bei sehr starken Vergrößerungen glaube ich zu sehen, wie von diesen Fäserchen sehr feine heller gefärbte Fibrillen rechts und links abzweigen, aber wahrscheinlich sind dies nur Gerinnungsprodukte; wenn wir also diese nicht beachten, so folgt, dass die Nervenfasern sich nicht nur nicht in der Punktsubstanz des ersten Ganglion verzweigen, noch dass sie dort endigen, sondern dass sie auch von dem Fibrillengeflecht dieses Ganglion durch eine homogene Schicht, welche eine Röhre um dieselben bildet, gesondert sind.

Es ist hier noch etwas über die Vorstellung einzufügen, welche sich J. Carrière[1] von dem Bau der Punktsubstanz in diesem Ganglion gemacht hat. Carrière hat dieses Ganglion bei *Musca (vomitoria)* untersucht und wie schon oben bemerkt, auch die Punktsubstanzröhrchen gesehen; er glaubt, dass jedes dieser Röhrchen aus zwei Tracheenröhren besteht, welche mit einer Wand an einander gedrückt und an dieser Seite abgeplattet sind; ihre Wände sollen aber nicht wie sonst spiralförmig verdickt, sondern völlig glatt sein. Carrière hat aber nicht die Mündung dieser Röhren in die Tracheenäste, welche oberhalb und unterhalb des Ganglion liegen, ordentlich sehen können. Ich aber habe mich vergebens bemüht, in der Punktsubstanzschicht des ersten Ganglion irgend welche Tracheenästchen zu finden, obwohl auf der andern Seite die Deutlichkeit, mit welcher die Tracheen über und unter der Punktsubstanz hervortreten, so groß ist, dass sie dem Auge nicht entgehen können. Ferner ist das Lumen der von mir beschriebenen Punktsubstanzröhrchen nicht ganz leer, sondern, wie oben bemerkt mit lockerem Geflecht gefüllt; weiterhin sehe ich bei *Cordulegaster* (Libellulidae) ganz analoge Gebilde, wie die Röhrchen von *Musca* sind, und ganz unabhängig von denselben, unregelmäßig verlaufend, sehr deutliche Tracheen innerhalb der Punktsubstanz dieses Ganglion; endlich sind analoge Gebilde, wie die Punktsubstanzröhrchen von *Musca*, auch bei den Crustaceen vorhanden, wo keine Tracheen überhaupt vorkommen. Es wäre also möglich, dass nur bei *Musca vomitoria* zufällig in diesen Röhrchen Tracheen laufen, welches ich jetzt nicht entscheiden kann; jedenfalls könnte an das Vorhandensein dieser Tracheen kein allgemeines Problem angeknüpft werden.

---

[1] Biol. Centralbl. 1885/86.

Es ist nun noch etwas über die Zellen, respektive Zellenkerne des ersten Ganglion hinzuzufügen. Die Zellen, welche dieses Ganglion umgeben, haben sämmtlich die auffällige Eigenschaft, dass ihr Protoplasma äußerst spärlich ist, so dass nur der Kern an ihnen deutlich hervortritt; sonst unterscheiden sie sich von einander nur etwas durch ihre Größe und Färbung, indem die mehr nach außen gelegenen Kerne etwas heller gefärbt erscheinen als die inneren. Alle Kerne, ausgenommen eine Art, haben eine auffällige Lage; sämmtlich liegen sie nämlich außerhalb der Punktsubstanz und bilden an ihrer äußeren und inneren Seite eine Schicht für sich. Innerhalb der Punktsubstanz liegt nur eine charakteristische Art von Kernen; dieselben sind länglich, oft zugespitzt und mit ihrer Längsachse der Richtung der Punktsubstanzröhrchen folgend und es liegt je einer in einer Wand des Röhrchens und zwar regelmäßig in der distalen Hälfte derselben; welches Gebiet diese Kerne als ihre Zelle beherrschen, ist aus den Präparaten nicht zu sehen; vielleicht stehen sie in gesetzmäßiger Beziehung zu den Punktsubstanzröhrchen. Sonst weiß ich nichts, was über die Zellen zu sagen wäre; außer den letzterwähnten Kernen ist an keinen von ihnen etwas zu finden, was auf eine ähnlich regelmäßige Struktur hinweisen würde, wie die Struktur der Punktsubstanz.

Nachdem ich die nur etwas auffallenden Eigenschaften des ersten Ganglion von *Musca* im Vorhergehenden hervorgehoben habe, will ich jetzt die Beschreibung zusammenfassen und auf das Specifische der Struktur in diesem Ganglion hinweisen.

1) Das erste optische Ganglion von *Musca*, welches gleich hinter dem Auge liegt, ist ein morphologisch einheitliches, d. h. als ein Ganzes zu erkennendes Gebilde, welches einerseits mit dem Auge, andererseits mit den mehr proximalen Ganglien durch Nervenfaserbündel zusammenhängt. Seine Einheitlichkeit ist daran zu erkennen, dass wir an jedem Stück desselben, so fern es nur nicht zu klein ist, dieses Ganglion erkennen können.

2) Denn es hat seine eigene, specifische Struktur: es besteht aus regelmäßigen Schichten, in welche seine nervöse Masse gesondert ist; es folgen hinter einander von dem distalen Ende angefangen: zwei Schichten von Kernen, eine Schicht aus Nervenfibrillen, die Punktsubstanzschicht, eine proximale Schicht von Kernen.

3) Die aus dem Auge in dieses Ganglion führenden Nervenbahnen endigen nicht in demselben, sondern laufen durch dasselbe unverzweigt und ununterbrochen hindurch.

4) Die Punktsubstanz dieses Ganglion ist sehr eigenartig gebaut, indem dieselbe in regelmäßigen Abständen röhrenförmige Anhäufungen bildet, zwischen welchen die Nervenfasern zu je zwei an einander genähert hindurchlaufen.

5) Diese Eigenschaften befinden sich zusammen in keinem anderen Theile des Centralnervensystems von *Musca*, weder im Gehirn noch in dem Bauchstrang; sie charakterisiren also morphologisch dieses Ganglion. —

Bei *Sarcophaga* und *Haematopota* finde ich dieselben Verhältnisse innerhalb des ersten Ganglion wie bei *Musca*. Bei *Cordulegaster* und bei *Lestes* (Libellulidae) sind die Verhältnisse in so fern verschieden, als hier nicht die Punktsubstanzröhrchen zu unterscheiden sind, sondern die Punktsubstanz an analogen Stellen nur Knäuel von dichtem Geflecht bildet, welches in der Form von dunklen Palissaden in der Punktsubstanz in derselben Weise vertheilt ist, wie die Röhrchen bei *Musca*. Die Punktsubstanz, welche die Lücken zwischen diesen Punktsubstanzknäueln ausfüllt, ist sehr locker, so dass die Knäuel viel unabhängiger von einander zu sein scheinen als bei den Musciden. Auch stehen hier die Nervenfibrillen in einer anderen Beziehung zu den Knäueln. In der Fig. 6 Taf. IV ist eine Stelle aus dem Querschnitte der Punktsubstanz des ersten Ganglion von *Cordulegaster* abgebildet. Man sieht, dass das Punktsubstanzgeflecht hier je um vier Nervenfibrillen gruppirt ist, von denen zwei dickere links und rechts und zwei dünnere vorn und hinten liegen; jede Fibrille liegt in einem sonst leeren Röhrchen, dessen Wände von dem dichten Geflecht der Punktsubstanz gebildet sind; die rechts und links liegenden Röhrchen sind größer als die vorn und hinten liegenden, welche letztere wie in die Lücke zwischen den ersteren eingeschoben erscheinen. Wenn man bei geringerer Vergrößerung ein größeres quergeschnittenes Gebiet dieser Punktsubstanzschicht übersieht, findet man auch hier, ganz ähnlich wie bei *Musca*, dass die Punktsubstanzknäuel in regelmäßigen Abständen reihenweise angeordnet sind. Auch hier ist auf dem Längsschnitte keine Endigung oder Verzweigung der Fäserchen in die Punktsubstanz des ersten Ganglion zu sehen. Auf der Fig. 6 Taf. IV sehen wir auch eigenthümliche kleine Kerne, welche in den dunklen Punktsubstanzknoten des 1. Ganglions von *Cordulegaster* liegen und welche offenbar den Kernen in den Punktsubstanzröhrchen von *Musca* entsprechen.

Thatsächlich giebt es also Unterschiede in der Struktur des ersten Ganglion bei *Musca* und *Cordulegaster*, zugleich aber ist zu sehen, dass einige Eigenthümlichkeiten bei beiden Insekten dieselben blieben. Hier wie dort ist das Ganglion nicht nur überhaupt aus Schichten gebaut, sondern die einzelnen Schichten sind einander in beiden Fällen analog; die Punktsubstanzschicht hat in beiden Fällen dieselben palissadenartig angeordneten Knäuel, welche aber bei *Musca* eine höhere Differenzirung zeigen, in so fern sie als eigenthümliche Röhrchen hier entwickelt sind. In beiden Fällen sind endlich die aus dem Auge kommenden Nervenfäserchen ganz regelmäßig in dem Ganglion vertheilt.

Wenn wir nun zu anderen Insektengruppen übergehen, so finden wir die für *Musca* und *Cordulegaster* gemeinsamen Züge überall entwickelt. Ich habe sehr verschiedenartige Insektenordnungen auf die Struktur des ersten Ganglion untersucht und obwohl sich in den Einzelheiten Unterschiede aufweisen lassen, so sind doch überall die Schichtung der nervösen Masse, die in der Mitte gelegene Punktsubstanz, die Punktsubstanzknäuel, ihre und der Nervenfibrillen regelmäßige Anordnung zu konstatiren. Dasselbe lässt sich aber nicht nur bei den Insekten, sondern auch in dem ersten Augenganglion derjenigen Crustaceen beobachten, bei welchen überhaupt das erste Ganglion entwickelt ist. Ich habe ganz analoge Punktsubstanzknoten, wie sie bei den Insekten vorkommen, bei *Virbius*, *Astacus*, *Palaemon* und *Squilla* beschrieben[1] und auch alle anderen oben erwähnten Eigenschaften des ersten Ganglion sind hier vorhanden. Da aber die Insekten und Crustaceen die einzigen Organismentypen sind, bei welchen die zusammengesetzten Augen vorkommen, so können wir behaupten, dass überall, wo zusammengesetzte Augen weit genug differenzirt vorkommen, hinter ihnen ein Ganglion liegt, welches eine ganz specifische Struktur hat. Bei den zusammengesetzten Arthropodenaugen, welche eine einfachere Struktur aufweisen, wie bei den Phyllopoden, Isopoden u. Ä. fehlt das Ganglion, welches wir mit Bestimmtheit als ein Äquivalent des ersten Ganglion der höheren Krebse und Insekten betrachten könnten; die damit zusammenhängenden Thatsachen sollen weiter unten näher besprochen werden.

---

[1] l. c.

Bisher haben wir ausschließlich nur die Morphologie des ersten Ganglions des zusammengesetzten Auges berücksichtigt; wir wollen nun mit einigen Worten seine physiologische Bedeutung berühren; es sei aber gleich Anfangs bemerkt, dass uns dabei keine positiven Untersuchungen, sondern nur Vermuthungen führen werden. Zweifellos ist, dass wir im ersten Ganglion das vor uns haben, was wir Anfangs als Ganglion definirt haben; denn es ist hier eine Anhäufung nervöser Substanz vorhanden, das Gebilde ist räumlich gegen die Umgebung ganz gut abgegrenzt und hat eine einheitliche Struktur, welche wir oben beschrieben haben. Nur über die Funktion dieses Ganglion sind wir im Unklaren, obwohl wir aus seiner Struktur a priori schließen können, dass diese Funktion specifisch für dasselbe ist. Ist nun an dieses Ganglion die Theorie anwendbar, dass die Ganglienzellen derselben die elementaren Centren sind, in welchen das diesem Ganglion Eigenthümliche vor sich geht? Aus der Beschreibung, welche oben von diesem Ganglion gegeben wurde, lässt sich die Wahrscheinlichkeit einer solchen Theorie nicht nachweisen. Diese Theorie hätte nur dann eine Berechtigung, wenn sich an den Zellen des Ganglions Strukturen auffinden ließen, welche mit der Funktion des Ganglion in Zusammenhang gebracht werden könnten. Wir haben aber keine derartigen Strukturen beobachtet; möglich ist, dass dieselben in den Kernen verdeckt sind, aber wozu sollte es dienen dieselbe hypothetisch anzunehmen, wenn sie zu nichts Anderem tauglich sein sollen als zur Unterstützung wieder nur einer Hypothese? Sehr auffällig jedoch waren in dem Ganglion Strukturen, bei deren Beschreibung wir gar nicht genöthigt wurden den Begriff Zelle anzuwenden: die Schichten, die Punktsubstanz, die Knäuel, die regelmäßig gruppirten Fibrillen, dies Alles sind Erscheinungen, welche zwar Theile einzelner oder mehrerer Zellen sind, aber diese ihre Eigenschaft waren wir nicht genöthigt hervorzuheben. Einem Jeden nun, der über die Physiologie dieses Ganglion nachdenkt, wird einfallen, wozu denn diese Schichten, diese Knäuel, die regelmäßige Vertheilung derselben etc., dass diese höchstwahrscheinlich mit der Funktion des Ganglion zusammenhängen und Keiner, der durch einseitige Theorien nicht irre geführt ist, wird auf den Gedanken kommen, aus dem unentwirrbaren Geflecht der nervösen Elemente dieses Ganglion die einzelnen Zellen herauszunehmen und für jede derselben eine physiologische Rolle ausdenken zu wollen, nicht darum, weil sie keine solche hat, sondern weil dieselbe für den Begriff dieses Ganglion nicht von Bedeutung ist. Die regelmäßige Struktur des ersten Ganglion ist es, welche physiologisch erklärt werden muss, nicht die Thätigkeit seiner Zellen.

Wir finden aber ferner, dass auch die Anschauung, welche A. BETHE über die physiologische Rolle der Centren entwickelt hat, auf unser Ganglion nicht passt. Nach demselben[1] giebt es keine nervösen Centra in dem bisher angenommenen Sinne, sondern ein Centrum ist nur die Stelle, wo die Nervenbahnen (welche kontinuirlich durch den ganzen Körper laufen) verzweigt, umgeschaltet u. Ä. werden, ähnlich etwa wie das Geleise in einem Bahnhofe. Der Reiz, welcher in einem Sinnesorgan den Nerv trifft, hält sich nicht in dem Centralorgan auf (gewiss nicht in den Zellen, welche nach BETHE wesentlich nur trophische Bedeutung haben sollen), sondern derselbe läuft ununterbrochen durch alle Ganglien hindurch bis wieder zu einem peripheren Organ (z. B. zu dem Muskel). In unserem Falle lässt sich zwar aus dem Verlaufe der in das Ganglion eintretenden und aus demselben heraustretenden Nervenfibrillen schließen, dass dieselben das Ganglion in einer anderen Gruppirung als das Auge verlassen, welches für die Annahme BETHE's spricht, aber dass diese Umschaltung der Bahnen nicht die wesentliche Rolle dieses Ganglions ist, darauf zeigen andere Strukturen derselben: seine Schichtung, seine Knäuel; übrigens ist nicht einzusehen, warum eine solche Umschaltung nicht in einem bloßen Nervenbündel geschehen könnte, warum dazu ein specifisch gebautes Ganglion nöthig ist.

Wir nehmen also die Theorien, welche über die Funktion dieses Ganglion ausgedacht wurden, nicht an und wollen uns für unseren Fall folgende Vorstellung bilden. Da unser Ganglion bei allen gut differenzirten zusammengesetzten Augen vorkommt, so schließen wir, dass dasselbe mit der Thätigkeit dieser Augen irgendwie gesetzmäßig zusammenhängt. Wir wollen fragen, ob sich in seiner Struktur nicht etwas auffinden ließe, was mit der Sehfunktion der Augen überhaupt und ferner etwas, was speciell mit der Art des Sehens des zusammengesetzten Auges zusammenhängt. Dieses Problem ist der Untersuchung zugänglich; wir werden durch Vergleichung dieses Ganglion mit anders gebauten Sehcentren zeigen können, was für alle allgemein und was für jeden Typus derselben speciell ist, wodurch unsere obige Frage beantwortet wird. Da die Struktur dieses Ganglion doch einen Sinn haben muss, nehmen wir ganz allgemein an, dass der Nervenreiz, welcher in das Ganglion aus dem Auge kommt, ein anderer ist als derjenige, welcher das Ganglion verlässt. Wir stellen uns weiter vor, dass das Ganglion auch physiologisch eine Einheit ist, und wir wollen seinen physiologischen Zustand in jedem Momente seinen Tonus nennen; diesem Tonus ist auch jede durch das Ganglion hindurchlaufende Nervenfibrille unterworfen: es folgt daraus, dass, wenn eine Veränderung in der Fibrille geschieht, dieselbe innerhalb des Ganglion durch dessen Tonus beeinflusst wird, und dies ist die Ursache der Veränderung des Reizes in dem Ganglion. Je nach der Struktur der Elemente des Ganglion ist dieser Tonus verschieden; wie er aber mit dieser Struktur zusammenhängt, ist heute unmöglich zu sagen. Wir müssten zuerst etwas über die Physiologie der Nervenfibrille und über die physiologischen Beziehungen der Elemente eines Ganglion gegen einander wissen, was aber heute ein gänzlich unbekanntes Gebiet ist. Wir begnügen uns mit dieser wohl sehr allgemein gehaltenen Vorstellung; wir werden noch einige Mal in dieser Abhandlung auf diesen Punkt zurückkommen und einige Bemerkungen noch hinzufügen können. —

---

[1] Biol. Centralbl. 1898.

Wir gehen nun zur Untersuchung des zweiten optischen Ganglion der zusammengesetzten Augen über. Dieses Ganglion, dessen Lage und Form man wieder an der Fig. 3, Taf. V ansehen kann, ist bei allen zusammengesetzten Augen vorhanden, auch bei solchen, welche kein deutliches erstes Ganglion entwickelt haben, obwohl es bei den einfacheren Arthropodentypen auch einfacher gebaut ist. Allgemein besteht dasselbe aus Ganglienzellen, welche seine Peripherie einnehmen, in ihrer Größe einige Typen unterscheiden lassen, von welchen wieder die kleinen Zellen mit sehr spärlichem Protoplasma, welche wir schon in dem ersten Ganglion konstatiren konnten, hervortreten. Sie senden ihre Ausläufer in die Mitte des Ganglion, welche eben in der Fig. 3 gezeichnet ist (die Zellen sind fortgelassen worden), und welche aus der Punktsubstanz gebildet ist. Ich bemerke gleich hier, dass ich auch in diesem Ganglion keine auffällige Strukturen an den Zellen beobachtet habe, und wenn ich daher in Folgendem von dem zweiten Ganglion spreche, meine ich immer nur die Punktsubstanz desselben. Diese Punktsubstanz bildet ein sehr scharf gegen die Umgebung abgegrenztes ganz eigenthümlich gebautes Gebilde. Obwohl dasselbe etwas in seiner Form bei verschiedenen Gattungen variirt, so ist es doch allgemein nach dem Auge zu konvex, proximal konkav und nach vorn etwas zugespitzt. Niemals liegt die Querachse dieses Ganglion parallel mit der Basalmembran des Auges, sondern immer gegen dieselbe stark geneigt, so dass die vordere Spitze desselben immer weiter von der Basalmembran des Auges (und also auch von dem ersten Ganglion) entfernt ist als die hintere Spitze. Auf den Fig. 5, Taf. III und Fig. 3, Taf. V sieht man diese Neigung mit der Camera abgebildet. Dass diese Lage des Ganglion nicht eine Zufälligkeit ist, folgt daraus, dass man dieselbe bei den verschiedensten Typen finden kann, wie ich schon einmal hervorgehoben habe[1]. Dieselbe habe ich nämlich bei folgenden Typen konstatiren können: *Isopoda* (*Oniscus*, *Sphaeroma*), *Phyllopoda* (*Apus*), *Decapoda* (*Astacus* und viele andere, Fig. 5, Taf. III, Fig. 3, Taf. V), *Schizopoda* (*Mysis*, nach der Abbildung in GRENACHER's Monographie[2]), *Stomatopoda* (*Squilla*), *Insecta*[3]. Aus diesem Grunde sind wir berechtigt, in der schrägen Lage des zweiten Ganglion ein wichtiges Merkmal desselben zu sehen, denn wo immer das Ganglion vorhanden ist, da hat es auch diese Lage. Um nun auf die innere Struktur des Ganglion überzugehen, wollen wir wieder zuerst dasselbe von *Musca* näher beschreiben und dann erst seine Eigenthümlichkeiten bei anderen Typen erwähnen. Auf Fig. 1, Taf. III ist ein Theil dieses Ganglion aus einem Längsschnitt bei starker Vergrößerung abgebildet. Sein proximales Ende ist bei *b*, das distale bei *a*; von den Kernen, welche alle außerhalb der Punktsubstanz liegen, ist nur einer, um die Lage derselben anzudeuten, eingezeichnet. Man sieht zuerst, wie scharf die Punktsubstanz nach außen und innen abgegrenzt, wie zugeschnitten, erscheint. Sie besteht aus fünf sehr deutlich hervortretenden Schichten dunkler Punktsubstanz, welche von einander durch hellere Zwischenschichten gesondert sind; die erste dunkle Schicht (vom distalen Ende angefangen) ist etwas dicker, dann folgen zwei dünnere, und dann wieder zwei sehr dicke Schichten. Nun aber sind diese Schichten in der Wirklichkeit nicht so homogen, wie ich sie gezeichnet habe, sondern in jeder derselben lassen sich wieder mehr oder weniger hervortretende dunklere und hellere Schichten unterscheiden; sie sind aber zu fein und undeutlich, und namentlich nicht an allen Stellen zu sehen; mehr als andere tritt eine sehr dunkel schattirte Schicht hervor, welche am proximalen Rande des Ganglion liegt und sich auch in der Abbildung befindet. Innerhalb des ganzen Ganglion, in den dunklen wie in den hellen Schichten, besteht die Punktsubstanz aus einer homogenen Grundsubstanz und aus sehr feinen Fibrillen, welche ein sehr dichtes Geflecht bilden, und über deren Herkunft ich nichts Bestimmteres angeben kann. In regelmäßigen Abständen bleiben aber in diesem Geflecht Lücken bestehen, welche längs und quer durch das Ganglion laufen, und in denselben liegen die Nervenfäserchen, welche durch ihre scharfen Kontouren und ihre dunkelblaue Färbung deutlich hervortreten. Auf unserer Abbildung sehen wir, dass die meisten derselben vom distalen zum proximalen Ende, zu Bündeln gruppirt, laufen, einige in der distalen hellen Zwischenschicht quergeschnitten sind und als dunkle Punkte mit einem hellen Hof erscheinen, und in der proximalen Zwischenschicht liegen wieder einige in der links-rechten Richtung laufende. Das Ganglion ist zu dick, um einzelne Fasern auf ihrem Verlaufe durch die ganze Punktsubstanz verfolgen zu können; unsere Abbildung giebt uns aber doch eine allgemeine Vorstellung von den Richtungen, in welchen die Fibrillen laufen.

---

[1] Sitzungsber. böhm. Gesellsch. Wiss. 1899.

[2] Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

[3] Mehrere Abbildungen in meiner Abhandlung in Sitzungber. böhm. Ges. Wiss. 1899.

Man sieht, dass diese Nervenfäserchen nicht beliebige Richtungen wählen; obwohl sich kleine Abweichungen konstatiren lassen, so macht doch ihr Verlauf den Anschein einer großen Regelmäßigkeit; man kann sehr leicht die Richtungen angeben, welche die Fibrillen einschlagen. Wie groß diese Regelmäßigkeit ist, davon überzeugt man sich erst an einem Querschnitt durch dieses Ganglion, von dem ein Theil ebenfalls stark vergrößert auf der Fig. 4, Taf. III abgebildet ist. Schon bei schwächeren Vergrößerungen sieht man an einem solchen Querschnitt, namentlich deutlich an Stellen, wo die dunkle Schicht getroffen ist, dass die Punktsubstanz in überaus regelmäßige Längs- und Querreihen dunkler und heller Punkte angeordnet ist, und bei stärkerer Vergrößerung findet man nun, dass die hellen Punkte helle Höfe sind, in deren einer Ecke sich ein quergeschnittenes Bündel von mehreren, gewöhnlich von fünf Fibrillen befindet. Die hellen Räume sind von der Punktsubstanz umflochten, deren Fibrillen verschiedenartig sich durchkreuzen, oft aber, wie es an der in der Fig. 4 abgebildeten Stelle der Fall ist, zeigen sie eine Tendenz, eine bestimmte Richtung einzuhalten. Wenn wir nun noch einmal zu unserem Längsschnitt zurückkehren, so bemerken wir, dass in der distalen dunklen Schicht die Punktsubstanz zu besonderen palissadenartig angeordneten Knoten verdichtet ist; aus dem Querschnitt erkennen wir, dass diese Knoten nichts als Knäuel der Punktsubstanz in den Ecken zwischen je vier hellen Höfen darstellen. Namentlich bei schwächeren Vergrößerungen treten auf dem Längsschnitt diese

Punktsubstanzknäuel mit auffallender Deutlichkeit hervor; bei stärkerer Vergrößerung werden die Unterschiede der Helligkeit zwischen den Schichten und Knäueln zu viel verwischt.

Demjenigen, welcher sich eine Vorstellung von der regelmäßigen Struktur der nervösen Centren machen will, ist nichts so zu empfehlen, als sich Schnitte durch das zweite optische Ganglion von *Musca* zu bereiten; dadurch soll aber nicht gesagt werden, dass bei anderen Arthropoden etwa diese Differenzirungen innerhalb des zweiten Ganglion nicht deutlich zu sehen wären. Was zuerst die Form und Lage dieses Ganglion betrifft, so haben wir bereits oben bemerkt, dass dieselbe im Großen und Ganzen bei allen Gattungen konstant bleibt. Aber auch die Schichten und die Anordnung der Fibrillen treten sehr deutlich hervor. Bei den Libelluliden z. B. ist offenbar im Zusammenhange mit den enorm entwickelten Augen das zweite Augenganglion sehr groß. Die Elemente desselben (die Zellen wieder bei Seite gelassen) sind hier ebenfalls die durch ihren scharfen Kontour und dunkle Färbung hervortretenden Nervenfäserchen und die feinsten Fibrillen, welche das dichte Geflecht der Punktsubstanz bilden. Auf dem Längsschnitte durch das Ganglion ist ebenfalls eine ungemein deutliche Schichtung zu finden; es sind hier nicht weniger als 19 deutliche Schichten vorhanden. Auf der Fig. 6, Taf. III ist ein Theil des Längsschnittes durch dieses Ganglion einer erwachsenen Larve von *Aeschna* bei einer schwachen Vergrößerung abgebildet: die Serie wurde mit van Gilson's Flüssigkeit gefärbt, wobei die längsverlaufenden Fibrillen undeutlich geblieben sind; sehr deutlich sieht man aber die quergeschnittenen Nervenfasern. Die Schichten sind nicht alle gleich dick, distal drei dünnere, dann eine sehr dicke, in welcher mehrere weniger deutliche Schichten angedeutet sind, dann eine weniger dicke mit der Andeutung einiger Schichten, ferner zwei dünnere und wieder eine dickere, und endlich eine Reihe dünner Schichten, von welchen eine der mittleren durch ihre dunklere Färbung besonders gegen die anderen hervortritt. Im Unterschiede gegen *Musca* ist hier aber nicht eine so deutliche Sonderung der einzelnen Schichten in Punktsubstanzknoten ausgebildet, obwohl dieselben nicht vollständig fehlen. Auf dem Querschnitte durch dieses Ganglion bemerkt man ganz analoge, in Längs- und Querreihen angeordnete Nervenfaserbündel und Punktsubstanzgeflecht, so dass ich eine Abbildung dieser Verhältnisse ruhig unterlassen und auf die ganz analoge Struktur bei *Musca* hinweisen kann.

Die 19 Schichten, welche bei den Libelluliden vorkommen, dürften den Höhepunkt der Differenzirung des Ganglion in Schichten angeben; bei anderen Arthropoden finde ich deren bedeutend weniger. Bei einer großen Sphingiden-Art sehe ich nur zwei dunkle dicke Schichten, zwischen welchen eine ebenfalls dicke helle Schicht liegt; bei anderen Insekten sind mehrere vorhanden, treten aber nicht deutlich genug hervor, um gezählt werden zu können.

Bei den Crustaceen ist dieses Ganglion ganz analog wie bei den Insekten gebaut und auf seine Struktur näher einzugehen, wäre nur das oben Gesagte zu wiederholen; es ist nur zu bemerken, dass bei denselben (bei den höher entwickelten) zu dem zweiten Ganglion noch ein drittes hinzutritt, welches demselben ganz analog gebaut ist (und nicht gut mit dem dritten Ganglion opticum der Insekten analogisirt werden kann); dieses dritte Ganglion ist allgemein noch aus mehr Schichten zusammengesetzt als das zweite. So finde ich bei *Squilla* im zweiten Ganglion vier dunkle Schichten, im dritten etwa sechs; bei *Astacus* im zweiten Ganglion zwei Schichten, im dritten deren mehr aber nicht deutlich genug differenzirt etc. Bei *Apus*, bei welchem, wie oben bemerkt, die optischen Centra einfacher gebaut sind, habe ich etwas von einer Schichtung nicht unterscheiden können; aber schon bei den Daphniden ist dieselbe vorhanden: bei denselben ist nur ein Ganglion opticum entwickelt, welches die Nervenfasern aus dem Auge empfängt und in das Gehirn sendet. Nun unterscheidet P. SAMASSA[1] in diesem »Sehganglion« von *Sida* drei Schichten der Punktsubstanz, von denen die oberste und die unterste eine dichte Ansammlung der Punktsubstanz aufweisen, die mittlere sie trennende Schicht stellt sich bedeutend heller dar. Bei den Isopoden, speciell bei *Sphaeroma*, wo die Verhältnisse innerhalb des hinter dem Auge folgenden Ganglions ziemlich deutlich sind, ist nichts von einer Schichtung zu sehen; wohl ist aber die Punktsubstanz in Knoten gruppirt, zwischen welchen die Nervenfasern laufen, ganz ähnlich wie bei den höheren Krebsen.

Um nun die Vorstellung von der Komplicirtheit des zweiten Ganglion opticum der Arthropoden zu vervollständigen, muss noch die Art seiner Verbindung mit anderen Centren erwähnt werden. Ich habe diese Verbindung in einer selbständigen Abhandlung[2] beschrieben und will mich hier desshalb auf das Allernöthigste beschränken. Das allgemein Charakteristische für die Nervenbahnen, welche dieses Ganglion mit den proximalen und distalen Centren verbinden, ist, dass dieselben eine auffällige Verschiedenheit in ihrer Länge aufweisen, und diese Verschiedenheit fällt schon bei den einfachsten Typen auf. Bei *Apus* liegt das optische Ganglion so schräg gegen die Basalmembran des Auges, dass die das Ganglion mit dem Auge verbindenden Fasern ganz auffallend verschiedene Länge haben müssen. Etwas Ähnliches kommt auch bei *Branchipus* vor, wie ich aus der Abbildung von G. H. PARKER[1] sehe, obwohl hier die Lage der optischen Centren von der Umgebung ganz anders beeinflusst sein muss als bei *Apus*, da bei *Branchipus* die Augen gestielt, bei *Apus* sessil sind. Auch bei *Sphaeroma* entstehen durch eine sehr geneigte Lage des optischen Ganglion gegen das Auge ebenfalls große Unterschiede in der Länge der Nervenfasern. Bei den höheren Krebsen und bei den Insekten tritt dazu noch, dass die Nervenfasern, welche dieses Ganglion mit dem ersten und dritten verbinden, gekreuzt verlaufen, wodurch, wie man aus der Fig. 5 Taf. III und Fig. 3 Taf. V sehen kann, der Unterschied in der Länge der Nervenfasern noch erhöht wird[2]. Ich habe in der erwähnten Abhandlung auch die Hypothese angeführt, durch welche dieser auffallende Längenunterschied der Nervenbahnen erklärt würde, nämlich dass der in dem Auge hervorgerufene Reiz in bestimmten zeitlichen Intervallen in dem zweiten und dritten Ganglion ankommt, und habe eben diesen in der Zeit vor sich gehenden Vorgang als charakteristisch für die optischen Centren erklärt.

---

[1] Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

[2] Sitzungsber. böhm. Gesellsch. Wiss. 1899.

Ich will jetzt noch einige Worte über das dritte Ganglion opticum hinzufügen. Über dieses Ganglion der Decapoden ist bereits oben gesagt worden, dass es in seiner Struktur sehr ähnlich ist dem zweiten Ganglion, ja dass die Schichtung in demselben noch deutlicher als in jenem hervortritt. Bei den Insekten ist die Punktsubstanz des dritten Ganglion aus zwei selbständigen Gebilden zusammengesetzt, von denen das größere noch Spuren der Schichtung zeigt, das kleinere aber homogen ist. Auf den ersten Blick erkennt man aber bei den Crustaceen wie bei den Insekten, dass die drei ersten Ganglien derselben eine gemeinsame Gruppe bilden, dass es Ganglia optica sind, indem sie sich von den nervösen Centren, welche proximal von denselben liegen, in ihrer Struktur auffällig unterscheiden; denn das vierte Ganglion, welches bei den höheren Krebsen noch entwickelt ist, hat keine Spur von der Schichtung, von den palissadenartig angeordneten Punktsubstanzknäueln oder von regelmäßig vertheilten Nervenfibrillen, wohl aber kommen hier andere Gebilde vor, welche uns im dritten Abschnitte dieser Abhandlung interessiren sollen. Auch bei den Insekten sind die proximal vom dritten Ganglion opticum liegenden Centra ganz anders als diese gebaut.

---

[1] Mittheil. Zool. Station Neapel. 1895.

[2] Nebenbei kann bemerkt werden, dass diese Kreuzungen der Nervenfasern auch CAJAL's Theorie von den Nervenkreuzungen ganz quer kreuzen. Nach seiner Theorie wird durch das Chiasma die Ähnlichkeit zwischen dem Gegenstande und dem centralen Bilde desselben hergestellt, nachdem sie in den Augen gestört wurde. Nun aber wird in dem Insektenauge der äußere Gegenstand nicht umgekehrt abgebildet, man sollte also erwarten, dass die Nervenfasern in der schönsten Ordnung parallel neben einander centralwärts das Bild tragen werden; nun aber laufen sie zwischen den Augenganglien so kreuz und quer, dass das Insekt gewiss eine sehr große Phantasie haben müsste, um aus dem so zugerichteten Bilde sich eine Vorstellung vom äußeren Gegenstand zu konstruiren. CAJAL's Theorie ist aber selbst für sich so wenig annehmbar, dass es nicht nöthig ist, deren Unmöglichkeit erst durch neue Thatsachen zu beweisen.

Wenn wir nun die angeführten Thatsachen über den Bau des zweiten Augenganglion der Arthropoden überblicken, so müssen wir in denselben den besten Beweis unserer Behauptung finden, dass die nervösen Centra eine specifische Struktur haben. Wenn wir das Charakteristische in dem zweiten Ganglion opticum der Arthropoden hervorheben, so finden wir Folgendes:

1) Das zweite optische Ganglion der Arthropoden (sofern es als selbständiges Ganglion differenzirt ist) ist ein morphologisch einheitliches, d. h. als ein Ganzes erkennbares Gebilde, welches einerseits mit dem ersten, andererseits mit dem dritten Ganglion opticum (und proximal noch mit anderen Centren) durch Nervenfasern verbunden ist. Seine Einheitlichkeit ist daraus zu erkennen, dass wir an jedem (hinlänglich großen) Stück seiner Punktsubstanz dasselbe erkennen können (nach den Schichten im Längsschnitt, nach der reihenweisen Vertheilung der Fibrillen im Querschnitt).

2) Dieses Ganglion besteht aus sehr deutlich geschichteter Punktsubstanz, wobei einzelne Schichten sich von einander durch ihre Helligkeit resp. Dunkelheit unterscheiden; die Anzahl und Dicke der Schichten ist aber bei verschiedenen Gattungen verschieden.

3) Die durch dieses Ganglion ziehenden Nervenbahnen sind auf dem Querschnitte in ganz regelmäßigen Abständen von einander in Längs- und Querreihen angeordnet; andere Nervenfasern laufen in Ebenen, welche senkrecht zu dieser Richtung stehen. Dadurch wird ein äußerst regelmäßiges Geflecht der Nervenbahnen hervorgerufen.

4) Die Punktsubstanz liegt in den Lücken zwischen den Nervenfaserbündeln und dieselbe ist es, welche die dunklen und hellen Schichten hervorruft; durch eine knäuelförmige Anhäufung dieser

Punktsubstanz zwischen den Nervenfaserbündeln entstehen ähnliche Punktsubstanzknoten, wie im ersten Ganglion.

5) Dieses Ganglion ist auf eine ganz eigenartige Weise mit den proximalen Theilen des nervösen Tractus verbunden, indem dasselbe immer gegen die distalen Theile mit seiner Querachse stark geneigt ist, woraus folgt, dass die hier vorkommenden Nervenbahnen (proximal wie distal) eine sehr mannigfaltige Länge haben, und indem dieselben bei den vollständig differenzirten Typen proximal wie distal gekreuzt verlaufen.

Es wäre nun noch wichtig zu wissen, ob die Anzahl der Punktsubstanzknoten resp. der Nervenfibrillenbündel im zweiten Ganglion dieselbe ist wie im ersten und so groß wie die Anzahl der Ommatidien. Ich habe die Punktsubstanzknoten bei verschiedenen Gattungen gezählt und bin zu der Überzeugung gekommen, dass diese Anzahl nicht sehr von jener abweicht, dass sie also wahrscheinlich derselben ähnlich ist; doch ist es sehr schwierig sich Gewissheit darüber zu verschaffen, denn auf dem Querschnitte lässt sich dies gar nicht kontrolliren, da derselbe wegen der Krümmung des Ganglion nicht so geführt werden kann, dass dasselbe überall in derselben Höhe getroffen würde und auf dem Längsschnitte sind die Knoten namentlich gegen die Seiten des Ganglion zu undeutlich, um gezählt werden zu können.

In keinem anderen nervösen Centrum der Arthropoden, weder im Gehirn noch in dem Thorakal- oder Abdominalganglion ist etwas zu finden, was in der Struktur der Punktsubstanz nur angenähert an die Struktur des zweiten Ganglion opticum der Arthropoden erinnern würde; dasselbe ist also wirklich specifisch gebaut. Aus diesem Grunde kann man nun weiter mit einer Wahrscheinlichkeit, wie sie überhaupt die vergleichende Methode zulässt, schließen, dass in dieser Struktur etwas liegt, was für den Sehakt der Arthropoden eine unumgängliche Bedingung ist. Eben so, wie es eine wesentliche Eigenschaft der zusammengesetzten Augen ist, dass sie aus einzelnen Ommatidien gebaut sind, eben so ist für dieselben charakteristisch, dass sie Centra besitzen mit einer Struktur, wie sie oben beschrieben worden ist. Die Bedeutung dieser Erkenntnis wird dadurch nicht vermindert, dass wir ja nicht wissen, wozu diese Strukturen dienen, denn wir wissen eben so wenig, warum das zusammengesetzte Auge zusammengesetzt und nicht einfach ist; möglich ist, dass der Grund, welcher uns das Erste erklären würde, zugleich auch für das Letztere die erwünschte Erklärung bringen könnte.

Offenbar werden wir uns nach einer Eigenschaft der nervösen

Substanz umsehen müssen, welche dieselbe nöthigt, in den Centralorganen, die der Lichtperception dienen, die beschriebenen Strukturen anzunehmen. Wir stoßen dabei auf die Frage, ob die beschriebenen Strukturen nur für die zusammengesetzten Augen charakteristisch sind, oder ob sie auch bei anders gebauten Sehorganen vorkommen; daraus werden wir dann schließen dürfen, was an denselben für das Sehorgan überhaupt, und was für die Arthropoden speciell charakteristisch ist.

Es ist hier nöthig noch einige Worte über die nervösen Centra der weniger differenzirten zusammengesetzten Augen hinzuzufügen. Wir haben schon oben bemerkt, dass bei den Cladoceren nur ein Ganglion opticum entwickelt ist, und *Apus* besitzt zwei Augenganglien (wie auch *Branchipus*); bei den Isopoden fehlt ebenfalls das erste Ganglion. Steht nun die Thatsache, dass zusammengesetzte Augen mit einfacheren Centren möglich sind nicht im Widerspruch mit unserer Aufstellung, dass die optischen Centra für diese Augen specifisch sind? Man könnte uns einwenden, dass wir kein Recht haben diesen Centren eine so große Bedeutung zuzuschreiben, wenn ähnlich gebaute Sehorgane ohne diese Centren möglich sind.

Dieser Einwand ist aber nicht stichhaltig, obwohl in diesem Sinne sehr oft speculirt wird. Denn wir haben nirgends behauptet, dass eben diese Fasern, eben diese Punktsubstanz und eben diese specielle Anordnung, wie sie bei einer speciellen Arthropodenart vorkommt, für das zusammengesetzte Auge im Allgemeinen charakteristisch ist; wir haben nur geschlossen, dass das Charakteristische, das Gesetzmäßige an diesen Strukturen für jenes Auge wesentlich ist, also nicht die bestimmten geschichteten Fasern, sondern die Schichtung der Elemente überhaupt; offenbar ist nun die Schichtung dort an einen ganz speciellen physiologischen Vorgang gebunden; wenn nun dieser Vorgang in einfacher gebauten Augen auch entsprechend vereinfacht ist, so ist es begreiflich, dass auch die Schichtung nicht so deutlich sein muss, oder dass sie vielleicht durch eine andere Struktur vertreten werden kann. In den Augenganglien der Arthropoden wird ein Vorgang realisirt, von dem wir annehmen, dass derselbe bei allen Augentypen ähnlich ist; wenn nun aber die Mittel zu seiner Realisirung (das Auge, das Gehirn, die peripheren Organe, wie Muskeln, Drüsen etc.) etwas anders beschaffen sind, so müssen die Mittel auf eine etwas andere Art zusammengefügt werden, auf dass jener Vorgang hervorgebracht wird. Nun aber kennen wir das Gesetzmäßige dieses Vorganges nicht, sondern wir schließen induktiv auf dasselbe daraus, dass wir in der Mannigfaltigkeit des Körpers der Arthropoden bestimmte Strukturen in den optischen Ganglien unverändert oder wenig modificirt sehen. In den weniger differenzirten Augentypen nehmen wir also an, dass derselbe (oder vielmehr ein sehr ähnlicher) Vorgang stattfindet, wie in den höher entwickelten, nur wird er hier auf eine mehr elementare Art realisirt. Ich fürchte, dass dieser Schluss denjenigen, welche an historisirendes Denken gewöhnt sind, unbegründet, oder gekünstelt erscheinen wird; ich weiß nicht, auf welche andere Weise ich nachweisen könnte, dass derselbe eine selbstverständliche Folgerung ist.

Ich will nun zu anderen Typen der Organismen übergehen und bei denselben die Struktur der Augenganglien untersuchen. Auffallend ist, dass Organismen, welche in ihrer allgemeinen Körperbeschaffenheit den Insekten ähnlich sind, auch ihre optischen Centra denselben ähnlich gebaut haben, obwohl die Struktur der Augen wenigstens scheinbar ziemlich bedeutende Differenzen aufweisen kann. Ich möchte daraus den Schluss ziehen, dass auch die Struktur der Sehorgane selbst bei diesen Organismen einander ähnlicher ist als zugegeben wird, nur werden diese Ähnlichkeiten erst gesucht werden müssen. Beachtenswerth ist zuerst, dass nach den Untersuchungen von St. Rémy[1] bei *Julus* das (einzige) Ganglion opticum, welches gleich hinter den Augen liegt, mit dem Lobus opticus (einem Theile des Gehirns) durch Nervenfasern verbunden ist, welche, obwohl nicht gekreuzt, so doch einen höchst auffallenden (von St. Remy besonders hervorgehobenen) Längenunterschied aufweisen, indem die längsten derselben 75 μ, die kürzesten nur 15 μ lang sind. Das Ganglion opticum von *Julus* soll dem ersten Ganglion opticum der Insekten analog gebaut sein. Es ist aber namentlich bei *Scutigera*, bei welcher der nervöse optische Tractus sehr an denjenigen der Insekten erinnert. Das erste Ganglion opticum ist hier den Insekten analog durch ein Chiasma der Nervenfasern mit dem zweiten verbunden, welche ebenfalls (nach der Bemerkung von St. Rémy) in ihrer Länge sehr stark von einander differiren. Hinter dem Chiasma liegt das zweite Ganglion opticum (von dessen innerer Struktur nur bemerkt wird, dass sie unmittelbar an die Verhältnisse bei den Insekten erinnert) und proximal von demselben der Lobus opticus (ein Gehirntheil).

Beachtenswerth sind ferner die Angaben von H. Viallanes[2] über die nervösen Centralorgane von *Limulus*. Das Auge dieses Arthropoden ist bekanntlich sehr eigenthümlich gebaut, es hat aber einige Eigenschaften, welche es in die Reihe der zusammengesetzten Augen einzureihen nöthigen; es hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass auch in den optischen Centren dieses Organismus Analogien mit den oben beschriebenen vorkommen. Thatsächlich sind hier zwei selbständige Ganglien vorhanden, und hinter diesen noch ein drittes, welches aber schon theilweise mit dem Gehirn durch Punktsubstanz ununterbrochen verbunden ist. Das zweite (mittlere) Ganglion ist wieder auffällig durch seine schräge Stellung gegen das erste und dritte. VIALLANES zeichnet in dem distalen und mittleren Ganglion Strukturen, welche offenbar regelmäßig angeordnete Punktsubstanzknoten darstellen (im Text werden sie nicht erwähnt); endlich ist das erste Ganglion mit dem zweiten durch ein sehr deutliches Chiasma der Nervenfasern verbunden. Wenn wir aus den reihenweise angeordneten Punktsubstanzknoten auf eine regelmäßige Vertheilung der Nervenfibrillen in einem Ganglion schließen dürfen, so finden wir in den optischen Centren von *Limulus* wesentlich dieselben Strukturen wie bei den Insekten und höheren Crustaceen.

---

[1] Contrib. à l'étude du cerveau chez les Arthrop. trachéates. Paris 1890.

[2] Le cerveau de la Limule. Ann. d. sc. nat. Zool. 1894.

Ich habe selbst die optischen Centra der Arachniden untersucht, ob sich dort nicht etwas finden ließe, was für unsere Anschauung von den specifischen Strukturen dieser Centren wesentlich wäre. Bekanntlich besitzen die Arachniden mehrere Augen, welche ich in meiner Übersicht des Augentypus der Arthropoden[1] nach ihren morphologischen Eigenschaften und besonders nach ihrer Innervation getheilt habe in: Frontalaugen, welche den vorderen Mittelaugen anderer Autoren entsprechen, und welche den sogenannten Ocellen der höheren Insekten homolog sind, und zweitens in Seitenaugen (die hinteren mittleren Augen und die Nebenaugen der Autoren), welche den zusammengesetzten Augen der Arthropoden morphologisch ähnlich sind. Diese Seitenaugen der Arachniden sind nur aus nervösen Centren innervirt, deren äußerstes (das dem Auge nächste) in seiner Struktur dem ersten Ganglion der zusammengesetzten Augen ungemein ähnlich ist. Denn es besteht (Fig. 1, Taf. V) neben spärlichen Kernen aus einer Schicht von Punktsubstanz, welche in überaus deutliche Knäuel differenzirt ist, und diese bestehen aus dunklem Fasergewirr, zwischen welchen sich helle Lücken befinden, ganz ähnlich wie ich es bei *Musca* beschrieben habe. Auch der Querschnitt durch dieses Ganglion zeigt uns bekannte Strukturen (Fig. 2, Taf. V); wir finden das dichte Geflecht der Punktsubstanz, welches regelmäßig gereihte helle Höfe umspinnt, in welchen sich die Querschnitte der nervösen Fibrillen befinden. Ein Unterschied gegenüber den Crustaceen und Insekten liegt nur darin, dass dies das einzige so beschaffene Ganglion ist und dass die Centra, welche proximal von demselben liegen, ganz andere Strukturen aufweisen, welche mehr an einige Theile des vierten optischen Ganglion der Decapoden erinnern und von welchen im dritten Abschnitte die Rede sein soll. Bemerkenswerth ist, dass auch bei den Arachniden durch die Lage der Augenganglien (s. Fig. 1, Taf. V) große Unterschiede in der Länge der Nervenbahnen entstehen.

---

[1] Über die morphologische Bedeutung der Doppelaugen bei den Arthropoden. Der von der königl. böhm. Gesellsch. der Wissensch. preisgekrönten Schriften Nr. 13. (Böhmisch.)

Auch die Frontalaugen der Arthropoden (die Punktaugen oder Ocelli der Autoren, sofern sie neben den zusammengesetzten Augen vorkommen) haben ihre besonderen Centren, kleine Ganglien, welche gewöhnlich in einer innigeren Beziehung zu dem Gehirn stehen. Leider sind sie nicht so weit differenzirt, um in denselben deutlich bestimmte Strukturen unterscheiden zu können.

Bei den Mollusken ist gewöhnlich das Auge nur sehr wenig differenzirt, so dass man nicht hoffen kann, in den Centralorganen besondere Strukturen aufzufinden, welche mit der Struktur und Funktion dieser Augen im Zusammenhange stehen würden. Thatsächlich lässt sich in der voluminösen Masse von Punktsubstanz, welche in dem Fühler von *Helix* liegt und welche auch ein einfach gebautes Auge innervirt, nichts erkennen, was speciell auf das Auge bezogen werden könnte, und auch bei *Pecten* sind diese Verhältnisse sehr wenig deutlich. Sein ziemlich gut entwickeltes Auge scheint schon einer Differenzirung der Centralorgane zu bedürfen und doch finde ich außerhalb des Auges nichts, was auf dieselbe hindeuten könnte. Das Auge ist hier durch einen Nerv oder vielmehr durch eine lockere Punktsubstanz, welche von spärlichen Ganglienzellen umgeben ist, mit dem sogenannten Mantelnerven verbunden, welcher wieder eher den Namen eines Ganglions als den eines Nerven verdient, da er aus einem lockeren Punktsubstanzgeflecht besteht, um welches herum spärliche Ganglienzellen liegen. Wahrscheinlich liegt aber bei *Pecten* das eigentliche Ganglion opticum innerhalb des Auges selbst und wird von den eigenthümlich verlaufenden Fibrillen und verschiedenartig angeordneten Zellen zwischen der Linse und den Stäbchen gebildet. Doch habe ich auch in diesen Stellen keine deutlichen Differenzirungen gefunden, welche im Zusammenhange mit unserer Untersuchung anzuführen wären.

Erwähnenswerth sind aber wieder die optischen Centra der Cephalopoden. Bekanntlich liegen hinter den großen Augen dieser Thiere besondere nervöse Centra, deren histologischen Bau besonders M. LENHOSSÉK[1] und F. KOPSCH[2] untersucht haben. Ich selbst habe Gelegenheit gehabt, die Ganglia optica von *Loligo* zu untersuchen. Hinter dem Auge dieses Mollusken liegt ein ziemlich flaches Ganglion, nach welchem ein großes Ganglion folgt, welches proximal durch Nervenfasern mit dem Gehirn in Verbindung steht. F. KOPSCH hat gefunden, dass die aus dem Auge tretenden Nervenfaserbündel, bevor sie das flache Ganglion erreichen, sich kreuzen. In das Ganglion eingedrungen, laufen sie zuerst parallel zu seiner Oberfläche, biegen dann in das Ganglion um und endigen theilweise in der Punktsubstanz desselben, theilweise laufen sie durch dasselbe hindurch, um erst in dem großen Ganglion zu endigen. An dem Bau der Punktsubstanz des ersten Ganglion betheiligen sich nebstdem noch die Ausläufer von kleinen Zellen, welche zu beiden Seiten desselben liegen. KOPSCH hat auch bemerkt, dass die Punktsubstanz dieses Ganglion eine eigenthümliche Stratifikation aufweist. Auf der Fig. 3, Taf. III habe ich dieses Ganglion von *Loligo* abgebildet, wie es bei stärkerer Vergrößerung mit Hämatoxylin gefärbt erscheint. Wir finden distal eine Schicht von Kernen, welche wieder die bereits mehreremals erwähnte Eigenthümlichkeit haben, dass sie einen sehr spärlichen Protoplasmasaum besitzen, proximal von denselben liegt die Punktsubstanz und noch näher an das Gehirn eine nochmalige Schicht von kleinen Kernen. In der Punktsubstanz sind nur spärlich die Kerne zerstreut. Die Punktsubstanz ist außen deutlich geschichtet; distal eine dünne dunkle Schicht, welche nach außen eine sehr scharfe Abgrenzung der gesammten Punktsubstanz bildet, dann folgt eine helle dünne Schicht, dann eine dickere dunkle, eine dickere helle, wieder eine etwas dunkle, welche aber nach der Mitte allmählich in eine helle Schicht übergeht; an dem proximalen Ende des Ganglion wechseln drei dunkle Schichten mit zwei hellen; die gegen die Mitte gekehrte dunkle Schicht ist wieder etwas heller als die äußeren. Nebstdem sind aber noch in der Mitte des Ganglion sehr wenig deutliche Schichten zu beobachten, welche aus diesem Grunde auf der Abbildung fehlen. Hier und da haben sich auch die nervösen

---

[1] Archiv f. mikr. Anat. 1896.

[2] Anat. Anzeiger 1895.

Fibrillen gefärbt; an zwei Stellen sind auch Theile von den in die Punktsubstanz führenden Gefäßen zu sehen. Ich kann aber in diesem Ganglion weder an Längs- noch an Querschnitten eine Andeutung von etwaigen Punktsubstanzknäueln finden; damit hängt zusammen, dass auch von einer regelmäßigen Anordnung der Nervenfibrillen auf den Querschnitten nichts zu finden ist.

Das große Ganglion, welches proximal von dem eben beschriebenen liegt, hat eine ganz andere Struktur: kleine Gruppen von Zellen sind von der Punktsubstanz umflochten, und nichts von einer etwaigen Schichtung ist zu finden, ausgenommen die distale Oberfläche des Ganglion, welche als eine einfache Punktsubstanzschicht erscheint und auch etwas dunkler als die proximalen Theile ist. Wenn wir also die optischen Centren der Cephalopoden mit denjenigen der Arthropoden vergleichen wollen, können wir wesentlich nur auf das distale Ganglion jener reflektiren und finden dann, dass auch bei den Cephalopoden das optische Centrum die eigenthümliche Schichtung aufweist, welche wir bei den Arthropoden konstatirt haben; diese Eigenschaft ist also von der speciellen Beschaffenheit des zusammengesetzten Auges unabhängig, sie muss mit einer allgemeineren Eigenschaft der Sehorgane zusammenhängen; dagegen sind die Punktsubstanzknoten und wahrscheinlich auch die regelmäßige Gruppirung der Nervenfasern innerhalb der Punktsubstanz eine specielle Eigenschaft der zusammengesetzten Augen, sie haften eben an dieser ihrer Eigenthümlichkeit, was wir mit anderen Worten auch ausdrücken können: weil diese Augen zusammengesetzt sind, besitzen ihre Centra die Punktsubstanzknäuel.

Über den Bau der optischen Centra der Wirbelthiere habe ich nicht selbständige Studien gemacht, kann mich aber auf die große Litteratur über diesen Gegenstand berufen. Obwohl bei den Wirbelthieren das nervöse Geflecht und die Ganglienzellen im Allgemeinen räumlich nicht so von einander getrennt sind, wie wir dies fast durchgehends in den nervösen Centren der Evertebraten finden, so macht doch die Retina der Wirbelthiere einen Unterschied, indem sie an die Verhältnisse bei den Wirbellosen erinnert. Ihre erste auffällige und schon aus anderen optischen Centren bekannte Eigenschaft ist, dass ihre Elemente eine sehr detaillirt durchgeführte Stratifikation aufweisen. Zu äußerst liegt die Schicht der äußeren Kerne, hinter denselben folgt die dünne äußere molekulare Schicht, dann die dicke Schicht der Kerne, welche zu den bipolaren Zellen gehören, dann die dicke innere molekulare Schicht, und endlich die

Ganglienzellen, auf welchen noch eine Schicht der Nervenfasern liegt, welche aus der Retina in den Opticus führen. Was nun die Molekularschichten betrifft, welche ganz analog der Punktsubstanz der Evertebraten sind, so ist die äußere derselben viel zu dünn, um deutliche Schichten innerhalb derselben unterscheiden zu können; immerhin ist es charakteristisch, dass nach den Beobachtungen von R. y Cajal[1] die Endigungen der Sehzellen einerseits, der bipolaren andererseits in dieser Molekularschicht nicht in derselben Höhe sich befinden, wodurch diese, obwohl dünne Schicht in mehrere Etagen getheilt erscheint. Viel deutlicher ist aber die Stratifikation in der inneren molekularen Schicht zu sehen, wo die Etagen sich nach gewöhnlichen Färbungsmethoden ähnlich in dunkle und helle unterscheiden lassen, wie es bei den Arthropoden und Cephalopoden möglich war. Mit Hilfe der Methode von Golgi unterscheidet Cajal in dieser Schicht bei sämmtlichen Klassen der Wirbelthiere fünf Unterschichten, obwohl er diese Unterschichten nicht als selbständige Bildungen nimmt, sondern dieselben nur aus den eigenthümlich verzweigten Zellen konstruirt, d. h. er beschreibt die Neurone, welche sich an der Bildung dieser Schichten betheiligen und betrachtet die Schichten nur als die Summe der Endigungen der einzelnen Neurone.

Die eigenthümliche Schichtung ist aber bei den Wirbelthieren noch in dem Lobus opticus vorhanden. Es ist dabei wieder zuerst der regelmäßige Wechsel des nervösen Geflechtes und der Zellenschichten, und ferner die Schichtung innerhalb des Geflechtes selbst zu unterscheiden, obwohl beide Erscheinungen wahrscheinlich abhängig von einander sind. Was den Wechsel der Zellen und Nervengeflechte betrifft, so hat Cajal den Lobus opticus der Vögel in 14 Schichten analysirt, welche aber spätere Autoren wieder zu einer etwas geringeren Anzahl zusammengezogen haben. Auch innerhalb des Nervengeflechtes selbst ist hier eine Schichtung entwickelt. Die Opticusfasern endigen nämlich in der oberflächlichen Schicht des Lobus mit eigenthümlichen Körbchen; diese Endigungen geschehen nun in einigen Ebenen[2], und zwar so, dass die an den Rändern des Geflechtes endigenden Verästelungen stark horizontal verbreitet sind, während die aus den mittleren Schichten vorwiegend die vertikale Richtung einnehmen, wie es deutlich namentlich V. Gehuchten[2] beschreibt. V. GEHUCHTEN glaubt zwar bemerken zu müssen, dass die einzelnen, so überaus deutlich hervortretenden Schichten nicht dieselbe Rolle als Einheiten spielen können, denn die in eine Schicht eintretenden Nervenfaserverästelungen gehören verschiedenen Zellentypen und überhaupt Ganglienzellen aus verschiedenen Orten an: warum aber dies ein Einwand für die physiologische Einheitlichkeit sein soll, hat er nicht erklärt, und ist dies um so weniger zu sehen, da wir die Funktionen der Zellen, welche in diese Schichten ihre Ausläufer senden, doch gar nicht kennen. Es sind doch dazu keine philosophischen Spekulationen nöthig, sondern es liegt an der Hand, dass, da diese Schichten konstant im Lobus opticus der Wirbelthiere vorkommen, dass sie auch eine physiologische Bedeutung haben müssen; wohl lässt sich über die speciellen Erklärungen derselben streiten, aber dass sie erklärt werden müssen, ist doch zweifellos[1].

---

[1] Die Retina der Wirbelthiere. 1894.

[2] Siehe V. Gehuchten, La Cellule. 1892. — R. y Cajal, Internat. Monatsschrift. Anat. u. Phys. 1891 etc.

Es wäre noch wünschenswerth zu wissen, ob auf den Flächenschnitten durch die Retina oder durch den Lobus opticus der Wirbelthiere eine etwaige Regelmäßigkeit in der Anordnung der Nervenfasern besteht. Ich finde in der Litteratur keine Angaben darüber und glaube desshalb, dass dieselbe nicht vorkommt, sonst würde sie den zahlreichen Beobachtern kaum entgangen sein. Es bleibt uns also nur die Thatsache, dass die optischen Centra der Wirbelthiere eine äußerst gut entwickelte Schichtung, wie in ihren nervösen Elementen überhaupt, so auch speciell in den sogen. molekularen Schichten aufweisen; diese Eigenschaft haben die optischen Centra der Wirbelthiere mit denjenigen sämmtlicher anderer Thiergruppen, wo diese Centra zur deutlicheren Entwicklung kommen, gemeinsam. Wir können aber von den Wirbelthieren nicht mehr das behaupten, was wir bei den Arthropoden erkannt haben, und was auch für die Mollusken gilt, nämlich, dass die Stratifikation der nervösen Elemente sich nur in den optischen Centren und in keinem anderen Theil der nervösen Substanz dieser Organismen findet; denn bei den Wirbelthieren finden sich im Gehirn sehr mannigfache Gebiete, in welchen die Schichtung der nervösen Masse auch deutlich durchgeführt wird. Wir werden daraus schließen können, dass die Ursache, welche die optischen Centra in Schichten anordnet, auch in anderen Theilen des Gehirns thätig ist, oder, mit anderen Worten, dass die Gesetze, welche die nach einem optischen Reize entstehenden Vorgänge beherrschen, mit den Gesetzen einiger anderer physiologischer (und psychologischer) Vorgänge etwas Gemeinsames haben müssen; worin aber diese Ähnlichkeit zu suchen ist, entzieht sich derzeit unserer Beurtheilung. —

---

[1] P. FLECHSIG hat bereits auf diese Schichtung als charakteristische Eigenschaft der optischen Centren der Wirbelthiere hingewiesen. (Die Lokalisation der geistigen Vorgänge. Leipzig 1896.

Wir haben nun die Struktur der optischen Centra bei allen Thiergruppen, wo immer sie zur deutlichen Entwicklung gelangen, untersucht und gefragt, welche Eigenschaften für jede derselben charakteristisch ist, und ferner gesucht, ob alle optischen Centra überhaupt in irgend einer Eigenschaft übereinstimmen. Dabei haben wir den von den Autoren gepflegten Gedankengang verlassen, nämlich zu untersuchen, aus welchen Zellen einzelne Centren bestehen, und diese Zellen dann zu vergleichen, wir haben vielmehr das Typische an jedem Centrum hervorzuheben gesucht, es bestünde nun in welcher Eigenschaft immer; dabei ist es uns gelungen zu finden:

1) dass thatsächlich die optischen Centra der Thiere, sofern sie nur genug differenzirt sind, specifische Strukturen haben;

2) dass eine Vergleichung dieser Centra bei verschiedenen Organismentypen möglich ist, wenn man nur von der vorgefassten Meinung sich losmacht, dass die nervösen Centra nicht anders aufgefasst werden können als Gruppen von Ganglienzellen resp. Leitungsbahnen;

3) dass alle optischen Centra, wenn sie nur eine hinlänglich hohe Entwicklungsstufe erlangt haben, darin einander ähnlich sind, dass sie eine ausgesprochene Schichtung ihrer nervösen Substanz besitzen;

4) dass nebst dieser ihnen gemeinschaftlichen Eigenschaft jeder Typus der optischen Centren einige specielle Eigenschaften hat, welche mit dem Organisationstypus jedes Organismus zusammenhängen.

Es wäre nun noch eine sehr schwierige Frage zu beantworten. Wir haben nachgewiesen, dass alle optischen Centren eine gemeinsame Eigenschaft haben; wir sollten also jetzt zur Aufstellung des Begriffes »optisches Centrum« kommen, denn die einer Mannigfaltigkeit gemeinsamen Eigenschaften zu einer Einheit zu bringen, heißt, den Begriff von dieser Mannigfaltigkeit aufzustellen, und dies muss als das letzte Erreichbare der vergleichenden Forschung betrachtet werden. Nun aber sieht ein Jeder die Schwierigkeit, welche in unserem Falle vorliegt; wir wissen nämlich nicht, was die Stratifikation in den optischen Centren bedeutet, mit welcher morphologischen oder physiologischen Eigenschaft der nervösen Substanz dieselbe zusammenhängt, wir sind zu derselben nur induktiv gelangt. Es ist also möglich, dass nicht diese Stratifikation, sondern etwas uns bisher Unbekanntes, was ihr Grund ist, das eigentlich für die optischen Centra Charakteristische ist. Doch können wir aus unserem Beobachtungsmaterial so viel schließen, dass dieses uns Unbekannte sich immer dann als Stratifikation zeigt, wenn das optische Centrum einen bestimmten Grad der Differenzirung erreicht; bei den weniger differenzirten Augen (Augen der Würmer, vieler Mollusken, Frontalaugen der Insekten und Crustaceen u. ä.) ist zwar dieser uns unbekannte Grund auch vorhanden, das Centrum ist aber noch zu elementar, auf dass jener Grund zum deutlichen Ausdrucke kommen würde. Wir können also die Stratifikation der optischen Centra als eine uns leicht sichtbare Manifestation der bisher unbekannten allen optischen Centren gemeinsamen Eigenschaft nehmen und mit Hilfe derselben den Begriff des optischen Centrum folgendermaßen definiren:

Das optische Centrum (sämmtlicher Organismen) ist ein in seinen Eigenschaften als einheitliches Ganzes erkennbarer Theil des nervösen Centralorgans, welcher einerseits mit dem peripherischen Sehapparate, andererseits mit anderen Theilen der nervösen Centralorgane durch Nervenfasern zusammenhängt und aus mehreren Ganglien zusammengesetzt ist, welche nebst ihren speciellen und je nach dem Organisationstypus veränderlichen Eigenschaften immer eine ausgesprochene Stratifikation ihrer nervösen Substanz zeigen, wenn sie nur einen hinlänglich hohen Entwicklungsgrad erreichen.

Es wäre noch hinzuzufügen, was ein optisches Ganglion ist, oder vielmehr aus wie viel Ganglien das optische Centrum etwa der Wirbelthiere und dann das optische Centrum im Allgemeinen besteht, dies ist aber ein so schwieriges Problem, dass ich es lieber bei Seite lasse. Ganz gewiss wird man dabei die Eintheilung etwas anders durchführen müssen als in Retina und Lobus opticus.

III. Von der specifischen Struktur der Geruchscentren.

Wenn ich im folgenden Theile der Abhandlung das Wort Geruchscentrum anwende, so mache ich den Fehler, dass ich das Wort Geruch, unter welches die diesbezüglichen Erscheinungen der menschlichen Physiologie subsumirt werden, auf Thiere übertrage, ohne dabei kontrolliren zu können, ob auch bei ihnen etwas vorkommt, das unseren subjektiven Empfindungen entsprechen würde. In neuerer Zeit ist man gegen solche Wortübertragungen besonders empfindlich geworden und hat anstatt derselben neue Termini einzuführen gesucht, doch glaube ich, dass diese Empfindlichkeit etwas übertrieben wird. Ganz gewiss ist, dass man in der Physiologie und Histologie eine Unmasse von Namen eingeführt hat, welche weit besser nicht eingeführt wären, oder welche, wenn man sie erst heute bilden würde, ganz anders gebildet sein würden als sie es sind. Doch ist dieser Übelstand eine natürliche Folge des Fortschrittes der Wissenschaft, der allmählichen Umwandlung der Begriffe, welche unter ein Wort subsumirt werden. Die Worte Zelle, Ohr, Schwere, Masse etc. haben eine solche Veränderung ihrer Bedeutung annehmen müssen, und alle Versuche, die man gemacht hat, um z. B. das Wort Zelle durch eine geeignetere Bezeichnung zu ersetzen, haben nur neue Worte herbeigeführt, nicht das Alte weggeschafft, und die Folge davon ist nur eine noch größere Verwirrung. Es ist also empfehlenswerth, mit Ausnahme der seltensten Fälle die gut eingeführten Worte, auch wenn sie in irgend einer Hinsicht mangelhaft wären, zu behalten und ihre historische Berechtigung zu beachten. Wohl ist es aber sehr wichtig eine begriffliche Klarheit von den organischen Bildungen und Thätigkeiten anzustreben, auf dass man jederzeit weiß, was man unter einem Namen verstehen soll und was nicht. Es sei in dieser Hinsicht auf andere exakte Wissenschaften hingewiesen, wie man dort mit derlei Schwierigkeiten zu arbeiten weiß. In der Mathematik genügt ein ziemlich beliebig gewählter Buchstabe zur deutlichen Fixirung des Begriffes, und es ist selten etwas von Missverständnissen zu hören, obwohl derselbe Buchstabe mannigfachen Begriffen zur Bezeichnung zu dienen pflegt. Auch in der Physik bedeuten die Worte Schwere und Masse etwas ganz Anderes als im praktischen Leben und doch werden diese Worte nicht missdeutet, ausgenommen etwa von den Schülern, und ebenfalls in der Chemie, wo man auch nicht fürchtet, dass die Worte Verwandtschaft oder Atomgewicht den Forscher auf falsche Konsequenzen führen können, falls derselbe sich klar bewusst ist, für welche Begriffe diese Worte als Bezeichnungen dienen.

Ich werde im Folgenden als Geruchscentrum denjenigen Theil des nervösen Centralorgans nennen, von dem man bei dem Menschen mit solcher Gewissheit behaupten kann, dass er der Geruchsfunktion dient, wie von der Retina, dass sie auf das Licht reagirt; wir werden ferner bei den Arthropoden und Würmern ähnlich gebaute Centra, wie es die Geruchscentra der Menschen sind, finden und was die ersteren betrifft, so werden wir auch auf Beobachtungen hinweisen können, welche es sehr wahrscheinlich machen, dass diese Centra wie die Geruchscentra des Menschen den Reaktionen auf die chemischen Eigenschaften der Umgebung dienen. Wir werden die morphologischen Ähnlichkeiten dieser Centra hervorzuheben suchen und auf Grund derselben schließen, dass sie auch wichtige physiologische Eigenschaften gemeinsam haben müssen — welche, das kann wohl a priori nicht gesagt werden. Wenn wir also diese Centra Geruchscentra nennen werden, behaupten wir dadurch nicht, dass alle ganz dieselbe Rolle spielen müssen wie die menschlichen; wir sind aber gewiss, dass bestimmte Eigenschaften der menschlichen Geruchscentra auch für die Funktion derjenigen der Arthropoden charakteristisch sind, welches uns, glaube ich, schon zur Anwendung des Wortes Geruchsorgan berechtigt.

Bei den Arthropoden, mit welchen ich wieder die Untersuchung beginnen will, wird die Geruchsfunktion, d. h. die Sinnesreaktionen auf chemische Substanzen, welche sich im Wasser und in der Luft befinden, fast allgemein in die Kopfanhänge lokalisirt. Ich werde hier nicht auf die ziemlich große Litteratur dieses Gegenstandes eingehen: es sei nur das allgemeine Resultat derselben erwähnt, dass nämlich an den Antennen der Insekten und an den ersten Antennen der Crustaceen nervöse Endorgane vorkommen, welche auf die Geruchsfunktion dieser Antennen hinweisen können, und physiologische Experimente bestätigen diese Ansicht; wohl aber wird die Geruchsfunktion nicht immer nur auf diese Antennen beschränkt, sondern ist wahrscheinlich auch in anderen Kopfanhängen lokalisirt.

Wir haben gar keine Vorstellung davon, mit welcher Gesetzmäßigkeit der Zusammenhang zwischen der chemischen Umgebung des peripheren Geruchsorgans und der Reaktion derselben stattfindet; das heißt, wir wissen weder bezüglich des Menschen, noch bezüglich der Thiere, nach welchem Gesetze die chemische Umgebung des Geruchsorgans geändert werden muss, auf dass die physiologischen Reaktionen desselben eine gesetzmäßige Reihe bilden könnten, sondern wir wissen nur im Allgemeinen, dass auf einige Änderungen der chemischen Beschaffenheit der Umgebung physiologische Änderungen im Geruchsorgan entstehen. Namentlich kennen wir in den peripheren Endigungen des Geruchsnerven nichts, was durch eine irgendwie auffällige Struktur darauf hinweisen könnte, dass in dieser peripheren Endigung die Ursache der specifischen Reizbarkeit und der specifischen Energie des Geruchsnerven liegt. Die Hypothese also, dass die Ursache der specifischen Energie des Geruchsorgans in der peripherischen Endigung liegt, ist bisher nicht auch nur annähernd thatsächlich begründet worden. Wir werden demnächst suchen, ob sich nicht etwas in dem nervösen Geruchscentrum selbst finden ließe, was als specifische Eigenschaft des Geruchsorgans gelten könnte.

Der Nerv, welcher bei *Carcinus maenas* aus dem ersten Antennenpaar in das Gehirn führt, endigt in mehreren Theilen desselben; wir wollen von denselben nur den Theil beachten, welchen A. BETHE[1] Globulus nennt und welcher den wesentlichsten Theil desjenigen Gehirnabschnittes der Insekten und Crustaceen bildet (denn bei beiden ist derselbe in ähnlicher Form und Lage vorhanden), den H. VIALLANES in seinen Untersuchungen als Deuterocerebron unterschieden hat. Neben diesen Globuli, welche uns speciell interessiren sollen, enthält dieses Deuterocerebron noch eine Punktsubstanzmasse, welche in der Mitte des Gehirns liegt. Diese Globuli sind desshalb interessant, weil in ihnen Gebilde vorkommen, welche, wie unten gezeigt werden soll, nicht nur vielen Autoren aufgefallen sind, sondern gerade auf die Geruchsfunktion dieses Ganglion bezogen wurden. Dieses nervöse Centrum, welches im Folgenden Antennalganglion genannt werden soll, hat bei *Carcinus* eine etwas längliche Form, als ob es aus zwei sich theilweise durchdringenden Kugeln zusammengesetzt wäre; auf der Fig. 4, Taf. V ist ein Schnitt durch dasselbe bei schwacher Vergrößerung abgebildet. An der Peripherie ist es von einigen Ganglienzellengruppen bedeckt, welche aber weniger auffällig sind; sie haben verschiedene Größe und zahlreich ist namentlich der Typus derjenigen kleinen protoplasmaarmen Zellen vertreten, welche wir in den Augenganglien getroffen haben; ihre Ausläufer münden in den mittleren Theil des Ganglion, welcher wesentlich nur aus der Punktsubstanz zusammengesetzt ist, während die Zellen in demselben nur spärlich vertreten sind. In diesen mittleren Theil mündet auch der aus der Antenne kommende Geruchsnerv. In dem Fibrillengeflecht, welches nach außen wieder ziemlich gut abgegrenzt ist, obwohl nicht mehr so scharf wie bei den Augenganglien, kann man zwei halbkugelige Abschnitte, einen vorderen, d. h. der Antenne näheren und einen hinteren, mehr caudalwärts gelegenen Theil unterscheiden. Beide Theile sind mit einander durch feine Nervenfibrillen verbunden, wie es auf der Fig. 4, Taf. V. abgebildet ist. Die Punktsubstanz ist zuerst aus einer homogenen Grundmasse zusammengesetzt, welche sich mit Hämatoxylin schwach bläulich färbt und bei minder guter Konservirung coagulirt; ferner aus einem ganz unregelmäßigen Fasergewirr aus einer Unmasse von Fibrillen zusammengesetzt, an welchen weder der Ursprung noch die Endigung zu entdecken ist. Auch weiß ich nicht, ob ich sie für Nervenfibrillen halten soll; sie sind nämlich ungemein fein und viel dünner als die Fäserchen, an welchen man mit Bestimmtheit ihren nervösen Charakter erkennen kann. In dieser Punktsubstanz liegen nun die oben schon erwähnten charakteristischen Gebilde[1]. Es sind dies pyramidenförmige Punktsubstanzknäuel, welche mit ihrer Spitze gegen die Mitte des Ganglion, mit ihrer Basis gegen seine Peripherie gerichtet sind; die Form derselben ist nicht absolut konstant, denn einige sind größer, andere kleiner, einige breiter und länger als andere; durchgängig sind diese Gebilde in dem vorderen Theile kleiner als diejenigen im hinteren. Ein solcher Punktsubstanzknäuel ist übrigens der ihn umgebenden Punktsubstanz ähnlich: er besteht aus der dunkelblau sich färbenden Grundsubstanz und aus dem Fibrillengeflecht; selten verirrt sich auch eine Zelle in ihn; er unterscheidet sich aber von der umgebenden Punktsubstanz erstens durch seinen dunkleren Farbenton und zweitens dadurch, dass das Fibrillengeflecht in ihm viel dichter ist als in der Umgebung. Der Übergang des Knäuels in die Umgebung geschieht ziemlich unvermittelt, so dass die Umrisse der Knäuel scharf sind; trotzdem bemerkt man aber, dass die Fibrillen des Knäuels mit denjenigen des gesammten Ganglion unmittelbar zusammenhängen, so dass der Knäuel nicht als ein in das Ganglion eingepflanzter Fremdkörper, sondern als eine Differenzirung dieses Ganglion selbst erscheint. Die Knäuel liegen gleich unter den oberflächlichsten Schichten der Punktsubstanz und in ziemlich regelmäßigen Abständen von einander; ihr peripherisches Ende erscheint wie abgeschnürt, so dass es scheint, als ob ein kleiner Punktsubstanzknäuel über der Basis des größeren pyramidenförmigen sitzen würde; namentlich an dem hinteren größeren Abschnitte des Ganglion ist es auffallend. Die vorderen Knäuel erscheinen wieder oft wie gespalten. An der inneren Ecke des Ganglion, nahe an dem größeren Abschnitte desselben, liegt eine dunklere Punktsubstanzgruppe, in welcher unregelmäßig vertheilt kleine kugelige dunkle Knäuel, wie undeutlich gefärbte Kerne aussehend, liegen.

---

[1] Archiv für mikr. Anat. 1898.

Ich habe verschiedene Konservirungsflüssigkeiten und sehr mannigfache Färbungsmethoden geprüft, ob eine derselben diese

---

[1] A. Bethe bildet sie in der erwähnten Arbeit ab, im Texte finde ich aber keine Besprechung derselben.

Knäuel anders als die Umgebung färben würde, aber umsonst; immer erscheint die Grundsubstanz des Knäuels nur etwas dunkler als die übrige Grundsubstanz des Ganglion gefärbt und ihre Fibrillen haben dieselbe Farbe wie die übrigen, und sonst ist keine specielle Substanz dieser Knäuel zu finden; ihre Eigenthümlichkeit liegt nicht in den sie bildenden Substanzen, sondern in der eigenthümlichen Verdichtung der diffus im Ganglion vorkommenden Masse.

Die beschriebenen pyramidenförmigen Punktsubstanzknäuel des Antennalganglion von *Carcinus* bilden die specifische Eigenschaft dieses Centrums, denn dieselben befinden sich in dieser Anordnung und Form immer in demselben, sind aber in keinem anderen nervösen Centrum von *Carcinus*, weder im Gehirn noch im Bauchstrang vorhanden. Diese Thatsache dürfte uns zwar zu der Vermuthung berechtigen, dass diese Gebilde eine specifische physiologische Rolle spielen, und die Thatsache, dass das Antennalganglion von *Carcinus* als Geruchscentrum fungirt, dürfte uns auch zu der Hypothese berechtigen, dass die pyramidenförmigen Punktsubstanzknäuel bei den Geruchsreaktionen eine beachtenswerthe Rolle spielen, aber wir würden gar nicht berechtigt sein, dieselben für eine specifische Eigenschaft der Geruchscentra überhaupt zu erklären. Um dies thun zu können, müssen wir uns zuerst nach anderen Geruchscentren umsehen, ob und wie diese Gebilde auch dort vorkommen.

Bei *Astacus fluviatilis* hat das Antennalganglion K. R. Krieger[1] eingehend studirt. Auch hier ist die Form des gesammten Ganglion annähernd dieselbe wie bei *Carcinus*, die Zellen und die Punktsubstanz sind ganz ähnlich und in der Punktsubstanz liegen sehr ähnliche Gebilde wie bei *Carcinus*; in dem vorderen Abschnitte liegen bei *Astacus* ähnliche pyramidenförmige Knäuel (Pyramiden nennt sie Krieger), und sind auch ähnlich wie bei *Carcinus* angeordnet; in dem proximalen Stück fehlen aber die Pyramiden, anstatt derselben liegen hier unregelmäßig in der Punktsubstanz zerstreut Knäuel, welche drei-, vier- und mehreckige Form haben und großen Zellen ähnlich sind, nur dass in denselben kein Kern enthalten ist; die kleinen Knäuel, welche mit der sie umgebenden Punktsubstanz einen Anhang an dem Ganglion von *Carcinus* bilden, sind bei *Astacus* nicht zu finden; möglich dass dieselben mit der Substanz des hinteren Abschnittes zu einem Gebilde verschmelzen; auch die abgeschnürten Enden der Pyramiden fehlen bei *Astacus*, so dass überhaupt der

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. XXXIII. 1880.

Bau des Antennalganglion bedeutend einfacher ist als bei *Carcinus*. Auch bei *Astacus* ist kein anderer Theil der nervösen Centralorgane zu finden, in welchen ähnliche Elemente zur Entwicklung gelangen wie in dem Antennalganglion.

Eine andere Modifikation dieses Centrum finden wir bei *Squilla mantis* (Fig. 11, Taf. IV). An unserer Abbildung finden wir ganz nach vorn einen Punktsubstanzballen, welcher Nervenfasern in den Augenstiel aussendet; wir werden ihn im dritten Theile dieser Abhandlung besonders erwähnen. Hinter diesem Ballen befindet sich das nervöse Centrum, in welches die aus der ersten Antenne kommenden Fasern münden. Wieder wie bei *Carcinus* und *Astacus* besteht dieses Centrum aus zwei Abschnitten, von welchen aber der vordere hier viel größer ist als der hintere. Beide bestehen aus dem Fasergewirr der Punktsubstanz und sind unter einander durch feine Nervenfäserchen verbunden. Nun liegen aber in dem vorderen größeren Gebilde keine Pyramiden, sondern kleine dunkle rundliche Knäuel, zwar unregelmäßig vertheilt, aber doch hauptsächlich die oberflächlicheren Schichten einnehmend. Jeder Knäuel hebt sich gegen die Umgebung sehr scharf hervor, namentlich bei schwacher Vergrößerung, so dass man sehr leicht irrthümlich diese Gebilde für Zellen halten könnte. Bei besserer Durchsicht überzeugen wir uns aber, dass diese Gebilde dieselbe Struktur haben wie die pyramidenförmigen Knäuel bei *Carcinus*. Auf der Fig. 10, Taf. IV ist ein solches Knäuel von *Squilla* bei starker Vergrößerung abgebildet. Wir finden die dunkle homogene Grundsubstanz, in welcher sich ein Netz feiner Fibrillen ausspannt, welche mit dem Fibrillengeflecht der übrigen Punktsubstanz kontinuirlich verbunden ist; keine Spur von einem Kern oder von den Verästelungen dieses Gebildes nach der Art der Zellen oder von irgend welchen Zellenstrukturen; nichts Anderes als die rundliche Form und die dunkle Farbe erinnert an die Zellen, wohl aber färben sich die eigentlichen Zellenkerne viel dunkler und auch das Protoplasma, wo es einen Kern umgiebt, ist etwas dunkler als diese Gebilde gefärbt; wir haben also in diesen Knäueln Gebilde sui generis vor uns. Der hintere Abschnitt des Riechcentrums von *Squilla* besitzt wieder in der Punktsubstanz unregelmäßige, größere dunkle Ballen eingeschlossen, welchen nur die pyramidenförmige Form und regelmäßigere Anordnung fehlt, um sich mit den Pyramiden von *Carcinus* zu decken. Die Bauchganglien von *Squilla* habe ich nicht untersucht und weiß nicht, ob dort ähnliche

Gebilde vorkommen; jedenfalls sind sie nicht in anderen Gebieten des Gehirns zu finden.

Die specifischen Strukturen, welche in dem Antennalganglion von *Homarus vulgaris* vorkommen, habe ich bei einer anderen Gelegenheit beschrieben[1]. Das Centrum besteht auch hier aus zwei Abschnitten, dem vorderen größeren und dem hinteren kleineren. In dem größeren Theile sind die Punktsubstanzknäuel folgendermaßen vertheilt. Gleich unter der Oberfläche des Ganglion liegen kleine kugelförmige Knäuel, ganz ähnlich denen von *Squilla*; sie bilden hier aber eine einfache Schicht; unter jedem dieser Knäuel liegt gegen die Mitte des Ganglion gerichtet eine kleine dunkle Pyramide; diese Pyramiden sind viel kleiner als die von *Astacus* und *Carcinus*, nur etwa so breit als die kleineren Knäuel von *Squilla* und etwa zweimal länger; sie bilden auch eine koncentrische Schicht; unter denselben, noch näher gegen die Mitte des Ganglion liegen mehrere Schichten von etwas größeren Knäueln, von welchen jeder in der Mitte hohl ist und oft daselbst ein kleines dunkel sich färbendes Körnchen besitzt, so dass diese Knäuel auf dem Durchschnitte wie kleine Kränzchen aus dunkler Punktsubstanz gebildet erscheinen. In der Mitte des Ganglion endlich, etwas dem hinteren Theile genähert, liegt eine Gruppe von kleinen aber sehr dunkel sich färbenden rundlichen Knäueln, welche an analoge Gebilde von *Carcinus*, die wir oben beschrieben haben, erinnern. Der hintere Theil des Centrums ist bei *Homarus* ganz wie bei *Squilla* gebaut; derselbe enthält große unregelmäßige Ballen dunkler Punktsubstanz. Wahrscheinlich eine ähnliche Struktur wie das Antennalganglion von *Homarus* hat dasjenige von *Nephrops*, wenigstens schließe ich aus der Abbildung, welche G. Bellonci[2] von diesem Centrum giebt, dass in demselben ähnliche Knäuel vorkommen wie bei *Homarus*.

Auch bei anderen Crustaceen sind in den nervösen Centren, aus welchen das erste Antennenpaar innervirt wird, dunkle Punktsubstanzknäuel vorhanden, welche sich ohne Schwierigkeit mit analogen Gebilden der obenerwähnten Krebse vergleichen lassen. Es hat dieselben G. Bellonci[3] von *Nephrops* und von mehreren Isopoden beschrieben und auf die Riechfunktion des Antennalganglion zurückgeführt, welches er Lobus olfactorius nannte. Von den niederen Crustaceen seien zuerst die Cladoceren erwähnt, bei welchen das

---

[1] Arch. d'anat. microsc. 1898.

[2] Atti dei Lincei 1882.

[3] Mem. delle Sc. di Bologna 1880.

Geruchscentrum von P. SAMASSA[1] beschrieben wurde. Nach diesem Autor liegen in dem Gehirn von *Sida* dichtere Anhäufungen der Punktsubstanz, welche SAMASSA Markballen nennt; dieselben zeigen große Gesetzmäßigkeit in ihrem Auftreten, und es ist leicht nach ihrer Lage die Regionen des Gehirns zu unterscheiden. Auch SAMASSA spricht von diesen Gebilden als von Centren für den Geruchssinn und analogisirt sie mit ähnlichen Gebilden bei den höheren Krebsen. Bei *Apus* sind diese Strukturen ebenfalls leicht zu finden und zwar im untersten Theile des Gehirns als rundliche dunkle Flecken in der Punktsubstanz. Besser entwickelt sind sie schon bei den Amphipoden, wo ich sie bei *Gammarus* sah, und bei den Isopoden. Schon bei *Sphaeroma* kann man nach der Lage der Knäuel, wie nach der Form des ganzen Ganglion, auf die doppelte Anlage derselben schließen.

Das Riechcentrum der Insekten ist analog dem der Crustaceen gebaut. Der aus der Antenne kommende Nerv endigt hier ebenfalls in einem Ganglion, welches aus ähnlichen Elementen, wie dasjenige der Crustaceen zusammengesetzt ist. Nur ist eine Verdoppelung weit weniger deutlich entwickelt als bei den Decapoden. Die Knäuel liegen hier in der Form von größeren ziemlich abgerundeten, gegen ein Ende zugespitzten dunklen Ballen in der Punktsubstanz; durch das zugezpitzte Ende (welches aber nicht immer gegen das Centrum des Ganglion gerichtet werden muss wie bei den höheren Krebsen) dringen in diese Knäuel die Fibrillen, welche dann in denselben ein dichtes Geflecht bilden. Auf der Fig. 5, Taf. IV sind die Umrisse aller Knäuel aus einem Schnitte durch das Antennalganglion von *Zygaena*, auf der Fig. 4, Taf. IV von einem Sphingiden abgebildet und auf der Fig. 9, Taf. IV sind zwei Knäuel stark vergrößert gezeichnet, an welchen neben dem Fibrillengeflecht dunkle Flecken sichtbar sind, welche von der dunkelgefärbten Grundsubstanz herkommen und welche darauf hinzuweisen scheinen, dass das ganze Gebilde wahrscheinlich aus mehreren partiellen Knäueln zusammengesetzt ist. Die Knäuel in dem Antennalganglion der Insekten sind von allen Naturforschern konstatirt worden, welche das Gehirn der Insekten untersucht haben; bereits F. LEYDIG[2] hat diese Strukturen gesehen, aber dieselben für große kernlose Ganglienzellen gehalten und dieser seiner Deutung folgte RABL-RÜCKHARDT[3]. DIETL[4] und

---

[1] Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVIII.

[2] Vom Bau des thierischen Körpers. 1864.

[3] REICHERT's Arch. f. Anat. 1875.

[4] Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876.

Flögel[1] haben dann ihr wahres Wesen als dichtes Punktsubstanzgeflecht erkannt und auch für sie die specifische Rolle der Geruchsfunktion postulirt; auch Viallanes erwähnt dieselben in seinen mannigfachen Untersuchungen über das Insektengehirn und F. C. Kenyon[2] hat dieselben bei der Biene mit Silberbichromat imprägnirt und Figuren erhalten, welche nach ihm sehr an die Abbildungen erinnern, welche G. Retzius von den Glomeruli olfactorii der Wirbelthiere giebt.

Auch bei anderen Arthropodengruppen sind analog gebaute Riechcentra beschrieben worden. H. Viallanes[3], welcher das Gehirn von *Limulus* untersucht hat, beschreibt in demselben eine abgerundete Punktsubstanzmasse, welche ganz an der Stelle der Antennalganglien anderer Arthropoden liegt und zeichnet in derselben dunkle Flecke, an welchen gleich zu erkennen ist, dass sie den oben beschriebenen Knäueln entsprechen. Auffallenderweise erwähnt Viallanes diese Gebilde im Texte nicht, und erklärt überhaupt die Bedeutung dieses Ganglion für unbekannt, obwohl er bei anderen Arthropoden das Antennalganglion als Riechcentrum beschrieben hat.

Ebenfalls bei den Arachniden befinden sich diese Strukturen, wie wir aus der Fig. 5, Taf. V gleich erkennen, und zwar als rundlich in einem Punktsubstanzballen lokalisirte Knäuel. Dass sie bei den Myriopoden vorkommen, wissen wir aus den Untersuchungen von St. Rémy. Derselbe nennt sie geradezu »glomerules olfactives« und beschreibt sie bei *Julus* und *Glomeris*, ja sogar bei *Peripatus*. Es kann also behauptet werden, dass bei sämmtlichen Arthropodengruppen innerhalb des Gehirns sich ein scharf begrenzter Theil der Punktsubstanz befindet, welcher dunkelgefärbte dichte Punktsubstanzknäuel enthält, und wo er gut differenzirt ist (wie bei den höheren Crustaceen) eine Verdoppelung mehr oder weniger durchgeführt zeigt, und welcher nach allen bisherigen Erfahrungen sich als nervöses Centrum des Geruchssinnes erweist.

Nun scheint aber auch ein Theil des Gehirns bei den Würmern ähnlich differenzirt zu sein, wie die oben erwähnten Gebilde; leider sind meine Kenntnisse über die Histologie des Würmergehirns sehr spärlich. Ich finde in dem sogenannten Oberschlundganglion von *Nephelis*, welches ebenfalls aus peripheren Ganglienzellen und centraler Punktsubstanz besteht, in dieser einen scharf begrenzten Abschnitt, welcher gleichfalls aus etwas dunkler sich färbenden Punktsubstanzknäueln besteht und ich finde bei G. Retzius[1] eine Mittheilung, welche wahrscheinlich auch hierher gehört. Er bemerkte nach der Methylenblaufärbung im vorderen Theile des Gehirns der Polychäten einen rundlichen oder rundlich ovalen Hügel, welcher offenbar aus Nervensubstanz besteht; mit Methylenblau färbt sich in demselben eine Menge Körner oder Körperchen verschiedener Größe. Die Substanz soll gewissermaßen der Punktsubstanz der Arthropoden ähnlich sein. Vielleicht hat Retzius in diesen Körperchen Analoga der Knäuel vor sich gehabt.

---

[1] Diese Zeitschr. Bd. XXX. Suppl. 1878.

[2] Amer. Natural. Vol. XXXI.

[3] Le cerveau de la limule. Ann. de sc. nat. Zool. 1894.

Ich habe vergebens bei den Mollusken nach einem Gehirntheil nachgeforscht, welcher durch seine Struktur an die Riechcentra der Arthropoden erinnern würde. In dem Gehirn von *Helix* finden sich zwar hier und da dichtere Stellen innerhalb der Punktsubstanz, aber dieselben treten erstens wenig deutlich gegen die Umgebung hervor und sind zweitens nicht an bestimmte Stellen lokalisirt. Ebenfalls fand ich keine größeren Knäuel in der Punktsubstanzmasse, welche in den Fühlern von *Helix* liegt und mit der Riechfunktion in einem Zusammenhang stehen könnte. Ich habe auch das Gehirn von *Loligo* untersucht und auch in diesem keine Stelle gefunden, welche als Riechcentrum in unserem Sinne gedeutet werden könnte. Ich finde nur bei B. Rawitz[2] eine Bemerkung, welche auf analoge Bildungen, wie es die Knäuel im Riechcentrum sind, hinweisen könnte. Er beschreibt nämlich in dem Visceralganglion von *Pecten* ein Gebilde, welches er »spongiöse Substanz« nennt, und welches nach der Abbildung zu schließen den Punktsubstanzknäueln ähnlich ist: »in dieser Substanz finden sich (nach Rawitz) keine Nervenzellen, auch keine Schaltzellen; sie unterscheidet sich von der Marksubstanz durch ihr Aussehen. Denn während letztere das bekannte centrale Nervennetz bildet, hat erstere keinerlei Andeutung davon, vielmehr erscheint sie bei starken Vergrößerungen wie durchsetzt von feinen, kaum punktförmigen Löchern und gewinnt dadurch das Aussehen eines sehr feinporigen Badeschwammes«. Im Ganzen kennen wir also bisher in dem centralen Nervensystem der Mollusken keine specifischen Strukturen, welche auf ihre Riechfunktion bezogen werden könnten; entweder ist bei denselben der Geruchsinn wenig lokalisirt (was sehr wahrscheinlich ist), oder sind die demselben dienenden Strukturen nicht auf dieselbe Art, wie bei anderen Organismen entwickelt. Jedenfalls bleibt in Bezug auf die Mollusken eine empfindliche Lücke in unserer Beweisführung, dass überall, wo ein deutlicher Geruchsinn und ein ziemlich hoch entwickelter Organismus vorkommt, auch bestimmte centrale Strukturen, welche diesem Sinn dienen, vorhanden sein müssen.

---

[1] Biol. Untersuchungen. N. F. VII. 1895.

[2] Jenaische Zeitschr. XX. N. F. XIII.

Ein gut entwickeltes Riechcentrum finden wir aber bekanntlich wieder bei den Wirbelthieren. Die marklosen Nervenfasern, welche aus der Riechschleimhaut entspringen, gruppiren sich in kleine Bündelchen und endigen proximal in einem nervösen Gebilde, welches in seiner Gesammtheit Bulbus olfactorius genannt wird, und dessen specifischer und allgemein bekannter Theil die Glomeruli olfactorii sind, nämlich rundliche, dunkler als die Umgebung sich färbende Gebilde, welche in die oberflächliche faserige Substanz des Bulbus eingepflanzt sind, und eine besondere Schicht, das Stratum glomerulosum, in demselben bilden. Auffallend ist, dass bei einigen Säugethiergruppen (z. B. den Nagern) der Bulbus in zwei Theile gesondert ist, von welchen der kleinere (accessorische) mit seinen unregelmäßig gruppirten Glomeruli so zu sagen einen Anhang an dem größeren bildet. Die Glomeruli bestehen aus dem Geflecht feiner Nervenfibrillen, welche einerseits aus dem Geruchsnerv, andererseits aus den centralwärts gelegenen Theilen (Mitralzellen etc.) herstammen, und aus feinen Blutkapillaren.

Die Ähnlichkeit dieser Glomeruli, von deren Beziehung zu der Riechfunktion Niemand zweifelt, mit den Punktsubstanzknäueln in dem Gehirn der Evertebraten, speciell der Arthropoden, ist so frappant, dass diese beiden Gebilde mehrere Mal schon morphologisch wie physiologisch analogisirt worden sind; G. BELLONCI[1], ST. RÉMY[2] u. A. haben auf diese Analogien hingewiesen, wie schon oben bemerkt wurde. Die Ähnlichkeit besteht zuerst darin, dass die Glomeruli der Wirbelthiere wie die Knäuel der Wirbellosen eine ähnliche äußere Form, innere Struktur und eine ähnliche Lagerung im nervösen Centrum haben (indem sie eine Schicht an der Peripherie desselben bilden), aber sie sind auch physiologisch einander ähnlich, da beide für nervöse Centra charakteristisch sind, welche der Geruchsfunktion obliegen.

Ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen beiden liegt aber darin, dass bei den Wirbelthieren das Riechcentrum den vordersten Kopfabschnitt, bei den Arthropoden aber erst den zweiten, den hinter den Augen folgenden, bildet.

---

[1] l. c. [2] l. c.

Wenn wir jetzt die specifischen Strukturen der Riechcentra mit denjenigen der optischen Centren vergleichen, so finden wir in den ersteren eine weit größere Mannigfaltigkeit als in den letzteren. Die sichtbaren Unterschiede zwischen dem Antennalganglion von *Homarus* und *Astacus* sind viel bedeutender als die Unterschiede zwischen den optischen Centren etwa bei *Astacus* und *Musca.* Trotzdem lässt sich ein Begriff des Geruchscentrum überhaupt bilden, ähnlich wie oben derjenige des optischen. Wir müssen dabei von den speciellen Unterschieden in der Ausbildung derselben abstrahiren und nur das Gemeinsame aller Geruchscentra hervorheben; auf diese Art gelangen wir zu folgender Definition des nervösen Geruchscentrum:

Das Geruchscentrum ist ein räumlich wie strukturell selbständiger Theil der nervösen Centralorgane, welcher einerseits mit dem peripheren Sinnesorgane, andererseits mit anderen Theilen des Centralnervensystems durch Nervenfasern in Verbindung steht und in seinem nervösen Geflecht dichtere Knäuel desselben in einer oder mehreren mehr oder weniger koncentrischen Schichten enthält.

Es ist sehr schwierig, diese morphologische Vorstellung von dem Geruchscentrum mit irgend welchen physiologischen Erscheinungen zu verknüpfen, da wir fast gar nichts davon wissen, was physiologisch so ein Glomerulus bedeutet, oder etwa, mit welchen physiologischen Unterschieden die Unterschiede in der Ausbildung der Geruchscentra bei verschiedenen Arthropoden verbunden sind. An diesem konkreten Falle sehen wir wieder, wie ganz spärlich, ja minimal unsere Kenntnisse von der Funktion der feinsten Elemente der nervösen Substanz sind, da wir uns gar keine auch nur entfernte Vorstellung oder nur Ahnung darüber machen können, wie ein Punktsubstanzknäuel mit der Reaktion des Organismus auf die chemischen Veränderungen seiner Umgebung zusammenhängt. Warum ist für die Sehcentra die Schichtung, für die Geruchscentra die knäuelförmige Anordnung der nervösen Substanz das Wesentliche? Warum erscheinen in den optischen Centren trotz der Schichtung Strukturen, welche an die Knäuel der Geruchsorgane sehr erinnern, wie die palissadenartig angeordneten Punktsubstanzgebilde im ersten Ganglion der Arthropoden oder die körbchenartigen Endigungen der Opticusfasern im Lobus opticus der Wirbelthiere? Diese und ähnliche Fragen sind Probleme, welche heute Niemand zu beantworten weiß, und welche doch beantwortet werden müssen, wenn man aus den vagen Spekulationen über die Funktionen der nervösen Centra auf das Gebiet einer exakten Begriffsbildung übergehen soll. —

Im Vorhergehenden ist nachgewiesen worden, dass innerhalb der nervösen Centralorgane, welche den Licht- und Geschmacksreaktionen der Organismen dienen, bestimmte Strukturen vorkommen, welche als specifisch für dieselben erkannt wurden. Es ist auffallend, dass es eben diese zwei Arten von Sinnesreaktionen sind, welche sich durch specielle nervöse Centren gegenüber den anderen hervorheben, denn in der That ist es mir nicht gelungen, etwa specifische Strukturen für den Tastsinn zu entdecken, obwohl nicht zu zweifeln ist, dass auch diese in irgend einer Form aufgefunden werden können; auch die Gehörcentra machen sich nicht durch besondere Strukturen auffällig. Ich werde im nächsten Kapitel nachweisen, dass in verschiedenen Theilen der nervösen Centralorgane specifische Strukturen von unbekannter physiologischer Bedeutung vorkommen, und ich bin dessen gewiss, dass bei den künftigen, von den jetzigen Theorien unabhängigen Untersuchungen der nervösen Centralorgane, noch viele solche Strukturen entdeckt sein werden, und dass es gelingen wird, für dieselben auch die bestimmten physiologischen Funktionen zu finden; trotz alledem wird aber an der Thatsache nichts verändert werden können, dass die optischen und Geruchscentra gegenüber den anderen durch ihre Struktur besonders auffällig sind. Womit diese Thatsache zusammenhängt, ob damit, dass das Sehen und Riechen überhaupt mehr komplicirter Strukturen bedarf als andere Sinnesfunktionen, oder ob das Sehorgan und das Geruchsorgan aus unbekannten Ursachen allgemein eine größere Rolle in dem Leben der Organismen spielen als andere Sinnesorgane, das Alles bleibt heute einer wissenschaftlichen Diskussion unzugänglich.

IV. Über andere specifische Strukturen des centralen Nervensystems.

In diesem Kapitel könnte ich zuerst auf die ermittelten Thatsachen hinweisen, welche die Struktur verschiedener Theile des menschlichen Gehirns und überhaupt jedes nervösen Centralorgans betreffen. Diese Thatsachen sind allgemein bekannt, und darum genügt es, nur der Vollständigkeit halber auf dieselben hinzuweisen. Jeder Theil des Wirbelthiergehirns hat etwas Specifisches an sich: seine Lage gegenüber anderen Gehirntheilen, die Art seiner nervösen Verbindungen, die specifischen Nervenfaserverzweigungen, die Form und innere Struktur der Zellkörper etc. Nach diesen Eigenschaften kann man verschiedene mehr oder weniger gut charakterisirte Centra im Gehirn unterscheiden. Die histologischen Eigenschaften jedes Centrums bilden dann zusammen seine specifische Struktur. Je weniger differenzirt ein Theil des Nervensystems ist, desto weniger deutlich sind seine specifischen Strukturen: weniger deutlich im Rückenmarke als im Gehirn, weniger deutlich bei den Evertebraten als den Wirbelthieren. Aber auch bei den Wirbellosen sind (neben den oben beschriebenen) sehr deutliche specifische Strukturen, wie im Bauchmark, so im Gehirn vorhanden; ich weise nur auf die histologischen Untersuchungen von H. VIALLANES[1], ST. RÉMY[1] und Anderer hin, welche verschiedene Bezirke des Arthropodengehirns nach der Struktur der Punktsubstanz unterscheiden. Derlei specifische Strukturen sind nichts weniger als unbekannt; es ist aber noch nöthig (und dies ist das Wesentlichste), diese Strukturen mit einander zu vergleichen, das Gemeinsame und das Unterscheidende derselben hervorzuheben, und auf diese Weise eine feste Grundlage dafür zu bauen, was eigentlich ein nervöses Centralorgan, ein Gehirn oder ein Nervensystem überhaupt ist.

Ich selbst will in diesem Kapitel auf einige weniger bekannte Strukturen hinweisen, deren physiologische Bedeutung ich nicht kenne, welche ich aber für sehr wesentlich für die Auffassung des Baues des centralen Nervensystems halte; obwohl ich dieselben selbst nur bei den Arthropoden studirt habe, so wird es mir wieder möglich sein, deren Analoga bei allen höheren Thierklassen nachzuweisen.

Ich habe schon einmal[2] darauf hingewiesen, dass im vierten optischen Ganglion der Decapoden und in deren Thorakalganglien bestimmte Strukturen innerhalb der Punktsubstanz angetroffen sind, welche ich damals »noeuds« (Knoten) genannt habe. Die Resultate einer weiteren Untersuchung dieser Gebilde sollen hier mitgetheilt werden. Das vierte Ganglion opticum der Decapoden ist, wie im ersten Theile dieser Abhandlung bemerkt wurde, ganz anders gebaut als die drei distal von demselben liegenden Ganglien und die Unterschiede betreffen hauptsächlich die Struktur der Punktsubstanz. Es sind wohl auch die Ganglienzellen dieses Ganglion von denen der distal liegenden in so fern verschieden, als sie im Allgemeinen größer sind und eine deutlichere Protoplasmaschicht besitzen als die kleinen Zellen der drei ersten Ganglien, aber dieser Unterschied ist nicht sehr auffallend. Dagegen findet man hier an der Punktsubstanz keine regelmäßige Vertheilung der Fibrillen und im Allgemeinen ist ihr Geflecht auch etwas lockerer; größere, mehr oder weniger abgerundete Ballen derselben, ihrer Orientirung und Form nach bei allen Decapoden ziemlich konstant, sind durch mannigfach verlaufende Nervenfäserchen unter einander verbunden. Bei den niederen Crustaceen und den Insekten fehlt dieses Ganglion als ein selbständiges Gebilde, wahrscheinlich ist es bei den Insekten theilweise im dritten optischen Ganglion, theilweise im Gehirn enthalten. Die erwähnten Punktsubstanzballen dieses Ganglion haben aber doch eine Struktur innerhalb deren Punktsubstanz, nach welcher sie von einander unterschieden werden können, und welche in einigen derselben sehr deutlich hervortritt. Der Punktsubstanzballen, welcher gleich hinter dem dritten Ganglion liegt, besteht aus einer scharf genug begrenzten Punktsubstanzmasse, welche durch ihre etwas dunklere Färbung sich gegenüber der Umgebung ziemlich deutlich hervorhebt. Es dringen in dieselbe Fasern aus dem dritten Ganglion hinein und verlassen sie am proximalen Ende, um in andere Ballen des vierten Ganglion einzudringen. Schon bei schwacher Vergrößerung beobachtet man in diesem Ballen kleine dunkle Knäuel, welche, obwohl der Größe nach kleiner, den Knäueln in dem vorderen Theile des Antennalganglion von *Squilla* auffallend ähnlich sind. Sie sehen wie helle Kerne aus, denen aber die chromophilen Theile fehlen, und welche durch keinen scharfen Kontour gegen die Umgebung abgegrenzt sind; sie liegen lose bei einander, ohne eine Gesetzmäßigkeit in der Vertheilung zu zeigen: sie liegen wie an der Oberfläche so auch in der Mitte des Ballens. Es ist nicht möglich, dieselben etwa für Kunstprodukte zu halten, denn sie befinden sich in jedem Präparat aus dem vierten Ganglion eines beliebigen Decapoden und zwar (in dieser Form) nur an dieser Stelle, also scharf lokalisirt. Bei stärkeren Vergrößerungen (Fig. 8 und 2, Taf. IV) findet man an intensiv mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten, dass diese Knäuel aus Punktsubstanz bestehen, welche innerhalb der Ganglien ein ziemlich dichtes Geflecht bildet, in bestimmten Punkten aber zu besonders dichten Knäueln sich kondensirt; nebstdem ist auch die homogene Grundsubstanz an diesen Stellen dunkler gefärbt. Ich kann nichts Bestimmteres über dieselben sagen: keine andere auffallende Eigenschaft vermochte ich an denselben zu beobachten. Das vierte Ganglion ist wegen seiner verschiedenartigen Punktsubstanzballen sehr komplicirt gebaut und es ist namentlich bei verschiedenartig orientirten Schnitten oft sehr schwierig, seine verschiedenen Theile wiederzuerkennen; die erwähnten Knäuel treten aber immer so deutlich hervor, dass man nach deren Lage andere Stellen in diesem Ganglion leicht orientirt. Welche physiologische Rolle können diese kleinen Knäuel haben? Wir erinnern uns gleich, dass die Punktsubstanzknäuel im ersten optischen Ganglion der Arthropoden und die Knäuel in den Riechcentren derselben diesen Gebilden analog sind; wir können es für wahrscheinlich halten, dass auch ihre Funktion in irgend Etwas derjenigen jener Gebilde ähnlich sein wird; jedoch, worin diese Ähnlichkeit besteht, darüber können wir uns heute keine Vorstellung machen.

---

[1] l. c. [2] Arch. d'anat. micr. 1898.

Nun finden sich ganz ähnliche Knäuel wie die des vierten optischen Ganglion der Decapoden in sehr verschiedenen anderen Theilen des Centralnervensystems der Arthropoden, doch immer ganz bestimmt lokalisirt. Ich finde sie namentlich an folgenden Stellen:

1) In einem großen Anhange des vierten optischen Ganglion, welcher durch feine Nervenfibrillen mit dem Antennalganglion verbunden ist; es sind die Knäuel desselben jedoch sehr wenig deutlich.

2) In einem kleinen Ganglion, welches am vorderen Theile des Crustaceengehirns liegt und welches mit den optischen Ganglien in Verbindung steht; die Knäuel sind hier sehr klein aber deutlich; diese Knäuel sind auf der Fig. 11, Taf. IV bei schwacher Vergrößerung aus dem Gehirn von *Squilla* abgebildet.

3) In einem kleinen Anhang bei dem Antennalganglion einiger Crustaceen, wie bei der Beschreibung derselben von *Carcinus* und *Homarus* bereits erwähnt worden ist. — In keinem anderen Gehirntheil der Crustaceen finde ich deutliche Knäuel dieser Art entwickelt.

4) In den kelchförmigen Gebilden am vorderen Gehirnabschnitt der Insekten, wo die Knäuel dicht an einander gruppirt sind. F. C. Kenyon[1] hat diese Stelle (welche bekanntlich mit den sogenannten psychischen Funktionen der Insekten in Beziehung gebracht wird) mit Silber imprägnirt und daselbst körbchenartige Nervenendigungen gefunden, etwa denjenigen ähnlich, wie sie aus dem Kleinhirn des Menschen beschrieben werden, wo sie aber bestimmte Ganglienzellen umfassen, welche bei den Insekten fehlen; man könnte diese Knäuel auch mit sehr elementaren Glomerulis des Riechcentrums vergleichen. — Die Kelche sind ebenfalls die einzige Stelle im Gehirn der Insekten, wo ich deutliche Punktsubstanzknäuel gesehen habe; in den Thorakalganglien der Insekten habe ich keine deutliche Knäuel gesehen; auch nicht in den Abdominalganglien.

---

[1] Amer. Natural. Vol. XXXI.

5) Nach den Untersuchungen von St. Rémy[1] im Gehirn der Myriopoden an nicht näher präcisirtem Orte. St. Rémy sagt nämlich, dass neben den Glomeruli olfactorii (wie er die großen Knäuel des Antennalganglions nennt), im Gehirn von *Julus* noch Stellen vorkommen, wo die Punktsubstanz ähnlich, wohl aber auf noch kleinere Punkte verdichtet ist. Er hält es für möglich, dass diese kleinen punktförmigen Verdichtungen der Punktsubstanz mit einigen anderen Sinneserscheinungen (als die Glomeruli olfactorii) in Beziehung stehen.

6) Ähnliche Gebilde beschreibt St. Rémy auch im Gehirn von *Peripatus*.

7) Sehr auffallend sind ferner diese Knäuel im Gehirn der Arachniden, wo auf das Vorhandensein derselben ebenfalls St. Rémy hingewiesen hat, und wo ich selbst Gelegenheit fand, dieselben zu untersuchen. Proximal von dem optischen Ganglion von *Epeira*, dessen Struktur im ersten Kapitel erwähnt wurde, liegt ein Ganglion, welches St. Rémy »lame glomerulée« nennt; dasselbe enthält in seiner Punktsubstanz dichtgedrängte sehr dunkle Knäuel, den Zellen resp. Kernen überaus ähnlich, da ihre äußern Kontouren deutlicher als sonst sind. Ihre innere Struktur ist aber dieselbe wie diejenige anderer Knäuel, nur dass sie dichter sind und desshalb sich dunkler färben. In anderen Theilen des Arachnidengehirns habe ich ähnliche Strukturen nicht gefunden, es ist aber möglich, dass sie auch dort vorkommen; es ist nämlich sehr schwierig ein brauchbares Präparat aus dem sich schlecht konservirenden Arachnidengehirn zu bekommen. In den Thorakalganglien der Arachniden fehlen die Knäuel ebenfalls.

8) In den Abdominalganglien der Crustaceen finde ich keine Punktsubstanzknäuel; wohl treten sie aber sehr deutlich hervor in den Thorakalganglien der Decapoden. Sie lassen sich schon durch Boraxkarmin als dunklere Flecken mit verschwommenen Umrissen innerhalb der Punktsubstanz dieser Ganglien sichtbar machen, obwohl man mit dieser Färbungsmethode nichts mehr als eben ihr Vorhandensein konstatiren kann. Auf der Fig. 8, Taf. III ist ein Sagittalschnitt durch die Thorakalganglien von *Virbius* bei einer schwächeren Vergrößerung abgebildet. Schwarz sind die Zellen (resp. Kerne) gezeichnet, grau die Punktsubstanz und dunkelgrau die Knäuel in derselben. Man findet, dass diese Elemente auch hier eine bestimmte gegenseitige Orientirung einhalten. Die Zellen nehmen die Peripherie

---

[1] Contributions à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Paris 1890.

der ganzen Masse ein, und es sind, wie zu sehen, verschiedene Typen derselben vertreten, welche sich ihrer Größe nach unterscheiden; nur hier und da liegt eine Zellengruppe innerhalb der Punktsubstanz eingeschlossen. Die Punktsubstanz selbst besteht aus feinem Fibrillengeflecht, welches an verschiedenen Stellen verschieden dicht ist und schon dadurch eine Differenzirung der ganzen Masse in (morphologisch wie physiologisch) von einander verschiedene Gebilde anzeigt. In den unteren Theilen der Punktsubstanz liegen nun dichtgedrängt die Verdichtungen derselben, die Knäuel, und zwar an ganz scharf lokalisirten Stellen; sie unterscheiden sich schon bei dieser schwachen Vergrößerung von einander bedeutend durch ihre Größe; wer würde daran zweifeln, dass diese Knäuel eine wesentliche physiologische Funktion ausüben, dass sie also morphologisch wie physiologisch specifische Gebilde darstellen?

Auf der Fig. 1, Taf. IV bringe ich ebenfalls in schwacher Vergrößerung einen Theil aus der Punktsubstanz der Thorakalganglien von *Carcinus maenas*. Dieses Präparat kommt aus einem Stück, welches in FLEMMING's Flüssigkeit (starke Mischung) konservirt worden ist (während der oben erwähnte *Virbius* in Alkoholsublimatessigsäure konservirt wurde), welche Konservirungsflüssigkeit (durch ihren Gehalt an Osmium) ohne jede nachträgliche Färbung die Knäuel in sehr bestimmten Umrissen hervortreten lässt; sie erscheinen auf der hellbraunen Unterlage der Punktsubstanz als sehr intensiv dunkelbraune Punkte; von den ähnlich gefärbten Kernen unterscheiden sie sich wieder durch das Fehlen jeder sie einschließenden Membran; auch ist bei stärkeren Vergrößerungen zu sehen, wie das Fibrillengeflecht der Punktsubstanz unmittelbar in diese Knäuel übergeht, um in derselben ein dichtes Netz zu bilden. Man sieht auf der Figur, dass die Punktsubstanz, in welcher diese Knäuel liegen, viel dunkler, d. h. dichter ist, als diejenige, in der jede Spur derselben fehlt und die Grenzen zwischen beiden sind sehr deutlich an dem unmittelbaren Übergange des Farbentons zu sehen, obwohl beiderlei Geflecht in einander übergeht. Mit einer starken Vergrößerung finden sich mehrere dieser Knäuel in der Fig. 7, Taf. IV abgebildet. Wir finden da sechs Knäuel, welche aus einer centralen dunklen homogenen Substanz bestehen, und diese ist von einem dichten Netz feiner Fibrillen umflochten; neben diesem sieht man noch längere Fibrillen, welche sich durch ihre scharfen Kontouren und ihren hellen Saum als Nervenfäserchen erkennen lassen.

Auch bei anderen Thierklassen lassen sich analoge Gebilde, wie die beschriebenen Knäuel finden. Ob ich annehmen darf, dass sie sich bei den Mollusken befinden, bin ich nicht sicher. Ich finde in der Punktsubstanzmasse, welche im Fühler von *Helix* liegt, sehr kleine Knötchen und analoge Gebilde sind auch im Gehirn desselben Thieres zu finden; aber diese Gebilde sind zu klein, um deutliche Struktureigenschaften zu zeigen; es ist ferner möglich, dass dies nur quergeschnittene Gruppen von Punktsubstanzfibrillen sind; und sie sind schließlich auch wenig lokalisirt, finden sich vielmehr innerhalb der ganzen Punktsubstanzmasse der Fühler; ich muss also deren Natur unentschieden lassen.

Etwas Bestimmteres lässt sich über die Würmer sagen. Ich weise in dieser Hinsicht auf die Abhandlung von F. VEJDOVSKÝ[1] über *Sternaspis* hin. Dieser eigenthümliche Wurm hat nämlich an der unteren Seite seines Hinterkörpers einen paarigen chitinösen Schild, welcher von besonders gruppirten Borsten umrandet ist. Unter dem Schild liegt der nervöse Bauchstrang und dehnt sich an diesen Stellen zu einer Anschwellung, welche aus einer größeren Anzahl eingeschnürter Knoten besteht, zu welchen sich noch eigenthümliche Blutgefäßschlingen gesellen. Aus der Beschreibung und den Abbildungen von F. VEJDOVSKÝ (namentlich Taf. IV, Fig. 6 u. 7) ist nun zu sehen, dass die Punktsubstanz dieses Gebildes gegen die Peripherie hin viel dichter ist und dunklere Knäuel bildet. Offenbar steht diese Struktur der Punktsubstanz in irgend welchen gesetzmäßigen Beziehungen zu der physiologischen Bedeutung des Schildes und der gesammten mit ihm verbundenen Organe. — Es beschreibt ferner G. RETZIUS aus dem Bauchstrange der Polychäten nach der Methylenblaufärbung sichtbare körbchenartige Endigungen der Nervenfasern, ähnlich wie diejenigen Endigungen sind, welche F. C. KENYON mit der GOLGI-Methode aus den kelchförmigen Anhängen der Insekten erlangt hat. Wahrscheinlich entsprechen auch dieselben den Knäueln anderer Thiere. Ich selbst habe zwar auch den Bauchstrang mehrerer Würmer untersucht, darin aber nur ähnliche Pünktchen gefunden, wie die oben bei den Mollusken erwähnten sind, und ich wage nicht ohne Weiteres dieselben für den Knäueln analog zu erklären.

Auch bei den Wirbelthieren kommen den Knäueln analoge Gebilde vor, nur dass sie hier eine wesentliche Modifikation zeigen. Wie überhaupt in dieser Thierklasse die Ganglienzellenkörper eine größere Rolle zu spielen scheinen, als bei den Wirbellosen, so sind sie auch den Knäueln angeschlossen, indem an bestimmten Stellen des Centralnervensystems die Ganglienzellen von einem dichten Nervenfasergeflecht umsponnen sind. Die pericellulären Netze sind von sehr verschiedenen Autoren beschrieben und histologisch erklärt worden; neuerdings hat sehr zierliche Abbildungen derselben E. Veratti[1] aus der centralen Acusticusbahn publicirt. Ich muss unentschieden lassen, in wie fern die von A. Bethe[2] beschriebenen und von ihm als Golgi-Netze benannten Gebilde, welche in dem Centralnervensystem theils diffus ausgebreitet, theils lokal verdichtet (Knäuel?) vorkommen, mit unseren Strukturen analog sind. —

---

[1] Sitzungsber. Wien. Akad. XLIII. 1881. — Prof. F. VEJDOVSKÝ hat die Güte gehabt, mich auf diese Thatsache aufmerksam zu machen.

Aus dem über die Punktsubstanzknäuel hier Gesagten lässt sich sehr schwierig eine Vorstellung von ihrer physiologischen Bedeutung machen. Offenbar haben sie eine solche, sonst könnten sie nicht (wenn wir nur die Arthropoden berücksichtigen) so allgemein und so lokalisirt vorkommen, wie es thatsächlich der Fall ist. Gewiss ist, dass dieselben nicht als specifische Struktur für das Centrum eines bestimmten Sinnesorgans gelten können; denn ihr Vorhandensein im vierten Ganglion opticum des zusammengesetzten Auges, also an einer Stelle, wohin nur optische Reize, in den distalen optischen Ganglien specifisch umgewandelt, gelangen, schließt ihre etwaige Deutung als Centra für den Tastsinn oder Geschmackssinn u. A. a priori aus. Die Thatsache wieder, dass sie in den abdominalen Ganglien der Crustaceen fehlen, in den thorakalen sich aber befinden, weist wieder darauf, dass sie eine specialisirte physiologische Rolle haben, da die Abdominalganglien den thorakalen gegenüber viel einfacher gebaut sind. Es lässt sich schließen, dass die Funktion, der die Knäuel dienen, von außen auf verschiedene Art (optisch, chemisch) hervorgerufen werden kann, da sie in verschiedenen Centren sich befinden. —

Es seien nun noch einige Worte über die Punktsubstanz im Allgemeinen hinzugefügt. Ich habe im Vorhergehenden dieses Wort sehr oft angewendet, ohne jede Auseinandersetzung, was eigentlich die Punktsubstanz ist. Thatsächlich halte ich eine solche Auseinandersetzung in dem Sinne anzugeben, aus welchen Elementen dieselbe besteht, für sehr prekär; denn es ist sehr möglich sich in der Bedeutung ihrer feinsten Bestandtheile zu falschen Konsequenzen verführen zu lassen. Es ist aber möglich, die Punktsubstanz ohne dieses Eingehen auf ihre elementare Struktur zu charakterisiren; sie ist nämlich ein wesentlicher Bestandtheil des centralen Nervensystems der Wirbellosen, welcher immer den centralen Theil eines Ganglion einnimmt und vorwiegend aus homogener Grundsubstanz und Fasern verschiedener Dicke und Anordnung besteht. Wir haben oben gesehen, dass die specifischen Strukturen, welche im Centralnervensystem der Wirbellosen vorkommen, vorwiegend in dieser Punktsubstanz sich sichtbar machen und wir können daraus schließen, dass diese Punktsubstanz es ist, von deren Beschaffenheit der physiologische Charakter eines nervösen Centrums abhängig ist. Auch dort, wo keine specifischen Strukturen in der Form, wie wir dieselben oben beschrieben haben, in der Punktsubstanz vorkommen, pflegt deren specifischer Bau doch sichtbar zu sein. Die Punktsubstanz einer Stelle unterscheidet sich von der einer anderen durch ihre Dichte und durch den daraus folgenden Farbenton, durch die Dicke ihrer Fäserchen, durch die mehr oder weniger scharfe Abgrenzung gegen die Umgebung u. dgl., wie wir in der Abhandlung mehrere Mal Gelegenheit gehabt haben zu bemerken. Auffallend ist, dass zwei Punktsubstanzgebiete, welche sehr deutlich durch ihre Struktur sich von einander unterscheiden, wie dies z. B. in den Thorakalganglien von *Carcinus* (Fig. 1, Taf. IV) der Fall ist, doch unmittelbar unter einander durch ihr Fibrillengeflecht communiciren können, trotzdem man eher das Gegentheil davon erwarten sollte; es ist dies aber dem Falle ähnlich, dass auch die Fibrillen, welche die Knäuel bilden, mit dem diffusen Punktsubstanzgeflecht unmittelbar zusammenhängen. Eigenthümlich ist ferner das Verhältnis der dickeren Nervenfasern zu der Punktsubstanz. Bereits im ersten Kapitel, wo wir von der Struktur der optischen Ganglien der Arthropoden handelten, haben wir bemerkt, dass die Nervenfasern, welche in die Punktsubstanz des Ganglion treten, von einem hellen Hof umgeben sind, in welchem sich kein Punktsubstanzgeflecht befindet; wenn mehrere Fasern neben einander liegen, so fließen deren Höfe zu einem einzigen zusammen, welcher dann als eine Höhle in der Punktsubstanz erscheint, innerhalb welcher die Nervenfasern laufen. Auch in der Punktsubstanz des Gehirns und der Bauchganglien kommt dieses Verhältnis vor. Auf der Fig. 1, Taf. IV aus den Thorakalganglien von *Carcinus* sieht man in den oberen Partien der Punktsubstanz Querschnitte durch Nervenfasern, um welche sich ein helles Lumen befindet und an anderen Stellen sind die Nervenfasern längsgeschnitten und auch hier kommt leerer Raum um die Fibrille im Längsschnitt vor. Auf der Fig. 9, Taf. III ist ein Theil dieser Punktsubstanz stark vergrößert dargestellt; man findet da die homogene Grundsubstanz, in welcher die feinsten Fibrillen liegen, und eine etwas schräg durchschnittene Nervenfaser mit ihrem hellen Hofe. Auf der Fig. 3, Taf. IV ist eine Partie aus dem Thorakalganglion von *Carcinus* stärker vergrößert dargestellt und wieder sind die dunklen Nervenfasern von der Punktsubstanz durch leere Räume geschieden. Welche Bedeutung diese leeren Räume haben könnten, davon habe ich keine Vorstellung.

---

[1] Su alcune particolarità di struttura dei centri acustici dei Mammiferi. Pavia 1900.

[2] Archiv für mikr. Anat. 1901.

Welche Rolle die homogene Grundsubstanz spielt, welche sich überall im centralen Nervensystem befindet, das ist sehr schwierig zu entscheiden; wahrscheinlich wird aber ihre Bedeutung größer sein, als die Theorien von der Thätigkeit des Nervensystems heute zugeben. Denn einerseits spricht dafür ihre große Verbreitung im Nervensystem, andererseits die Thatsache, dass überall dort, wo specifische Strukturen vorkommen, dieselbe sich an ihren Differenzirungen betheiligt: sie bildet die dunkle Grundlage der Punktsubstanzknäuel, in welcher Form dieselben immer auftreten. Nach einigen Präparaten könnte ich schließen, dass dieselbe nicht homogen ist, sondern dass sie Körnchen bildet, deren Aggregate die dunkle Grundfarbe der Knäuel bilden, aber an anderen Präparaten ist von dieser Körnelung nichts zu finden und desshalb will ich annehmen, dass dieselbe nur ein Kunstprodukt ist.

Sei dem wie es will, die Struktur der Punktsubstanz bleibt immer unaufgeklärt, und man wird wahrscheinlich noch lange nur auf den unbestimmten und zum großen Theil hypothetischen Erklärungen derselben stehen bleiben müssen, und diese Thatsache, dass wir nicht wissen, was die Punktsubstanz morphologisch wie physiologisch ist, sollte einen Jeden zur größten Vorsicht zur Aufstellung allgemeinerer Theorien über das Nervensystem ermahnen, denn diese Punktsubstanz bildet den hauptsächlichsten Theil der nervösen Centralorgane der Wirbellosen und wie wahrscheinlich kann eine Theorie über das Nervensystem sein, welche diesen wichtigsten Theil derselben unberücksichtigt lässt?

V. Übersicht.

Wir haben in dieser Abhandlung den Versuch gemacht, die Theorien von den specifischen Sinnesenergien auf eine etwas konkretere Basis zu stellen, als dies heute der Fall ist. Um zu positiven Resultaten zu gelangen, haben wir nicht die geltende Methode über die Auffassung der nervösen Centralorgane angewendet, die Methode nämlich, welche es für ausgemacht hält, dass die elementaren psychologischen Begriffe diejenigen der Empfindung, Vorstellung etc. sind und welche physiologisch in dem Nervensystem nur eine Summe von Neuronen sehen, von denen jedes Neuron eine physiologische Einheit repräsentirt, in welcher die specifischen Sinnesenergien lokalisirt sind und welche endlich auch histologisch nicht anders das Centralnervensystem analysirt haben wollen, als in Neurone, als die natürlichsten Elementartheile derselben: anstatt dieser Methode sind wir dem Princip gefolgt, das Wesentliche an dem Nervensystem möglichst unabhängig von jeder Theorie und desshalb auch von der Zellentheorie hervorzuheben, und wir haben diesem Princip folgend gefunden, dass in verschiedenen Theilen des Centralnervensystems, von welchen es bekannt ist, dass sie eine bestimmte physiologische Rolle spielen, charakteristische Strukturen vorkommen, welche wir als das specifische Merkmal dieser Theile des Nervensystems betrachtet haben. Nun haben wir uns gehütet, in diesen Strukturen einen der bekannten physiologischen oder psychologischen Begriffe als realisirt zu sehen (zu glauben etwa, dass in den Knäueln Empfindungen lokalisirt sind, oder dass in denselben der Reflex von der centripetalen auf die centrifugale Bahn überspringt), denn wir sind uns dessen bewusst, dass uns gar keine Thatsachen vorliegen, welche eben diese physiologische resp. psychologische Erscheinung auf diese Gebilde zu beziehen uns erlauben würden, sondern, wir haben uns nur mit dem Schlusse begnügt, dass die Knäuel eine wichtige — sonst unbekannte — physiologische Bedeutung haben, und ganz Ähnliches haben wir auch von anderen von uns beschriebenen Strukturen innerhalb des Centralnervensystems behauptet.

Aus diesem Grunde haben wir es auch geflissentlich gemieden, eine Hypothese darüber aufzustellen, was eigentlich physiologisch ist, was wir morphologisch ein nervöses Centrum, ein Ganglion u. ä. nennen. Denn, aufrichtig gesagt, ist darüber gar nichts bekannt, was zur Aufstellung einer nur etwas bestimmten Theorie genügen könnte. Wir sehen dies auch aus den ganz entgegengesetzten Theorien, welche über die Bedeutung der nervösen Centra aufgestellt worden sind. Die Meisten projiciren in diese Centra alle psychischen Erscheinungen und bemühen sich die Seele in räumlich abgegrenzte Stücke zu zerlegen; die Anderen wollen wieder gar nichts von irgend welchen Centren wissen. Anstatt uns in derlei fruchtlose Streitigkeiten einzulassen, stellen wir die Thatsache fest, dass es im centralen Nervensystem räumlich und strukturell abgegrenzte und zusammengehörige Partien giebt, welche wir Centra nennen; dieselben haben eine physiologische und psychologische Bedeutung; dies ist offenbar, nur wissen wir nicht welche. Wir stellen also keine Hypothesen auf, wenn wir von morphologischen Nervencentren sprechen, denn wir können auf dieselben jederzeit hinweisen; dass diese einheitlichen morphologischen Gebilde auch physiologisch einheitlich sind, dass sie auch physiologisch Centra sind, das ist ebenfalls keine Hypothese, sondern eine Folgerung des gesunden Menschenverstandes; es handelt sich nur darum, dieselben auch speciell zu charakterisiren, die Funktion jedes derselben anzugeben, welches aber nicht auf dem Wege der morphologischen Untersuchung möglich ist.

Dadurch sind auch die Richtungen charakterisirt, in welchen die Erforschung des centralen Nervensystems fortschreiten soll: in morphologischer Hinsicht muss nach der möglichst klaren begrifflichen Auffassung des gesammten Nervensystems, eines Nervencentrums, eines Ganglion gesucht werden; physiologisch und psychologisch müssen zu den psychologischen und physiologischen Begriffen morphologische Eigenschaften des Nervensystems und zu den morphologischen Strukturen ihre psychologischen und physiologischen Korrelate gesucht werden.

Pardubitz, Januar 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

Fig. 1. Ein Stück aus dem Längsschnitt durch das zweite Ganglion opticum von *Musca*; bei *a* das distale, bei *b* das proximale Ende. In dem Ganglion sind dunkle und helle Punktsubstanzschichten zu unterscheiden, von denen die erste noch in Knäuel differenzirt ist. Durch das Ganglion laufen die Nervenfibrillen. Reichert, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 2. Eine Partie aus der längsgeschnittenen Punktsubstanz des ersten optischen Ganglion von *Musca*; *om* deutet die Richtung gegen die Ommatidien. Es sind hier die Punksubstanzröhrchen (*t*) im Längsschnitt mit ihren eigenthümlichen Kernen zu sehen, und zwischen den Röhren laufen die Nervenfibrillen hindurch. Reichert, Obj. 7, Oc. 3. Camera.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Punktsubstanz des Ganglion opticum von *Loligo*; zu beiden Seiten der geschichteten Punktsubstanz liegen die Kerne, welche theilweise auch in die Punktsubstanz hineindringen; rechts dringt in die Punktsubstanz ein Blutgefäß, und unten sind einige Nervenfibrillen gefärbt. Das Auge liegt in der Richtung gegen *om*. Reichert, Obj. 7, Oc. 3. Camera.

Fig. 4. Querschnitt durch die Punktsubstanz des zweiten Ganglion von *Musca*. Die Punktsubstanz bildet ein feines Fibrillengeflecht mit leeren regelmäßig angeordneten Lücken, in welchen Nervenfibrillenbündel quergeschnitten sind. Reichert, Obj. 19a, Kompens.-Oc. 12. Camera.

Fig. 5. Die drei ersten optischen Ganglien von *Maja* im horizontalen Durchschnitt; die Zellen sind fortgelassen; man beachte die eigenthümliche Lage der Ganglien; in das erste Ganglion sind schematisch die Punktsubstanzknäuel, in dem zweiten und dritten die Punktsubstanzschichten eingezeichnet. Reichert, Obj. 2, Oc. 1. Camera.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Punktsubstanz des zweiten Ganglion opticum von einer erwachsenen Larve von *Aeschna*. Die Schichten sind hier sehr zahlreich; durch dieselben laufen quer die Nervenfasern, welche auf der Zeichnung als dunkle Punkte erscheinen. Gegen *om* liegt das Auge. Reichert, Obj. 7, Oc. 1. Camera.

Fig. 7. Querschnitt durch die Punktsubstanz des ersten Ganglion von *Musca*. Die Punktsubstanzröhrchen erscheinen hier als dunkle Kränzchen; zwischen denselben liegen helle Räume mit je zwei quergeschnittenen Nervenfibrillen. Reichert, Obj. 19a, Kompens.-Oc. 12. Camera.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch die thorakalen Ganglien von *Virbius*. Das Ende, wo 'die Faserbündel austreten, ist das caudale Ende. In der Punktsubstanz liegen dunkle scharf lokalisirte Punkte — Punktsubstanzknäuel. Reichert, Obj. 3, Oc. 3. Camera.

Fig. 9. Punktsubstanz aus dem thorakalen Ganglion von *Carcinus*; zu deren Seite liegt die Membran, welche die ganze Nervenmasse einschließt. In der Punktsubstanz ist die homogene Grundmasse zu sehen, dann feine Fibrillen im Längs- und Querschnitt und dicke Nervenfibrillen, mit einem hellen Hof umgeben. Reichert, Obj. 19a, Kompens.-Oc. 8. Camera.

Tafel IV.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch zwei thorakale Ganglien von *Carcinus maenas*; nur die Punktsubstanz derselben ist dargestellt. In den oberen Theilen ist die Punktsubstanz locker und mit längs- und quergeschnittenen Nervenfibrillen, welche von hellen Höfen umgeben sind; in den unteren Theilen ist das Geflecht dichter und enthält die dunklen Knäuel; dieselben fehlen gänzlich in dem lockeren Theile der Punktsubstanz. Reichert, Obj. 5, Oc. 1. Camera.

Fig. 2. Die Punktsubstanz aus dem vierten Ganglion opticum von *Virbius*. An der äußeren Peripherie liegen die Kerne nach innen von denselben, das Punktsubstanzgeflecht und noch mehr nach innen die kleinen Punktsubstanzknäuel; dieselben enthalten in deren Mitte die dunkle homogene Grundsubstanz und um dieselbe das Fibrillengeflecht, welches in das umgebende Fibrillengeflecht übergeht. Reichert, Obj. 19a, Oc. 12. Camera.

Fig. 3. Eine Partie aus der Punktsubstanz des thorakalen Ganglion von *Carcinus maenas*; die schwarz gezeichneten Nervenfibrillen sind quer- und längsgeschnitten und von deutlichen Höfen umgeben. Reichert, Obj. 7, Oc. 3. Camera.

Fig. 4. Die Punktsubstanz des Antennalganglion mit ihren Punktsubstanzknäueln in ihren Umrissen von einem Sphingiden. Die Punktsubstanzknäuel liegen hier an der Oberfläche des Ganglion und bilden unregelmäßige Pyramiden. An dem hinteren Rande der Punktsubstanz ist ein Einschnitt in dieselbe (bei *a*),

welcher vielleicht die Verdoppelung des Ganglion anzeigt. Reichert, Obj. 5. Oc. 1. Camera.

Fig. 5. Dasselbe von *Zygaena*. Die Punktsubstanzknoten sind hier viel deutlicher in zwei Gruppen gesondert. Reichert, Obj. 5, Oc. 1. Camera.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Punktsubstanzknoten des ersten Ganglion opticum von *Libellula*. Es sind drei kleine Kerne zu sehen, von welchen zwei mit verzweigten Ausläufern, und zwischen ihnen liegt der Knoten; er besteht aus der fibrillenartigen Punktsubstanz, welche vier leere Räume umflicht, zwei größere und zwei kleinere, und in diesen Räumen liegen die quergeschnittenen Nervenfasern, ebenfalls zwei dünnere und zwei dickere. Reichert, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 7. Die Punktsubstanzknäuel aus dem Thorakalganglion von *Carcinus*, stark vergrößert. In jedem Knäuel liegt die dunkle Grundsubstanz, um dieselbe das Fibrillengeflecht und nebstdem sind hier die dickeren Nervenfibrillen zu sehen. Reichert, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 8. Der Punktsubstanzballen aus dem vierten Ganglion opticum von *Palaemon*, welcher die Knäuel enthält. Um denselben liegen Kerne, in demselben sind die Punktsubstanzknäuel, das Punktsubstanzgeflecht und die Nervenfibrillen zu sehen. Reichert, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 9. Zwei Punktsubstanzknäuel aus dem Antennalganglion von *Zygaena*, stark vergrößert. Die homogene Grundsubstanz liegt hier in der Form kleiner, dunkler Körperchen in den Ecken zwischen den Verästelungen der Fibrillen. Reichert, Obj. 19a, Oc. 3.

Fig. 10. Ein Punktsubstanzknäuel aus dem Antennalganglion von *Squilla mantis*. Die Punktsubstanzfibrillen gehen in das diffuse Geflecht über, welches diesen Knäuel umgiebt. Reichert, Obj. 19, Oc. 3. Camera.

Fig. 11. Das Antennalganglion von *Squilla mantis*. Vorn ein kleines Ganglion, welches mit den optischen Ganglien in Verbindung steht; in demselben liegen kleine Knäuel. Hinter ihm, von einer dicken Membran umgeben, liegt das Antennalganglion, welches aus zwei Punktsubstanzballen besteht, deren ersterer größer ist und keine rundliche Knäuel enthält, der hintere ist kleiner und seine Punktsubstanzknäuel sind größer und unregelmäßig kontourirt. Bei *a* der vordere Theil, bei *b* der hintere (caudale), bei *c* der äußere (laterale).

Tafel V.

Fig. 1. Die zwei ersten (distalen) Augenganglien von *Dolomedes*. *a* das erste Ganglion mit den palissadenartig angeordneten Punktsubstanzknäueln, *b* das zweite Ganglion mit den rundlichen Knäueln. Die gegenseitige Lage der beiden Ganglien hat zur Folge, dass die dieselben verbindenden Nervenbahnen in ihren Längen stark differiren müssen. Reichert, Obj. 7, Oc. 2. Camera.

Fig. 2. Querschnitt durch die Punktsubstanz des ersten Ganglion opticum von *Dolomedes*. Die Punktsubstanz ist hier ähnlich wie bei den Insekten angeordnet, indem sie reihenweise gruppirte Lücken bildet, in welchen quergeschnittene Nervenfibrillen liegen. Nach außen liegt die Membran, welche das Nervensystem umhüllt. Reichert, Obj. 19a, Oc. 3. Camera.

Fig. 3. Die Umrisse der Punktsubstanz in den drei optischen Ganglien von *Homarus vulgaris*, schematisch. In dem ersten Ganglion (*a*) sind die Punktsubstanzknoten durch schwarze Strichelung angedeutet, im zweiten und dritten (*b*, *c*) die dunklen Punktsubstanzschichten durch quere schwarze Streifen. Die

Richtung der die Ganglien verbindenden Nervenbahnen ist angedeutet. Man beachte die schiefe Stellung der Augenganglien und die Längenunterschiede der Nervenbahnen.

Fig. 4. Querschnitt durch das Antennalganglion von *Carcinus maenas*. In dem diffusen Punktsubstanzgeflecht liegen die pyramidenförmigen Knäuel, welche zwei Gruppen bilden; die der hinteren Gruppe sind größer und ihre basalen Theile sind abgeschnürt. Zwischen beiden Gruppen liegt ein dunkler Punktsubstanzballen mit rundlichen Knäueln. *a* ist der vordere, *b* der hintere Theil des Ganglion, gegen *c* liegt das Gehirn. REICHERT, Obj. 3, Oc. 1. Camera.

Fig. 5. Querschnitt durch das Gehirn von *Epeira*. Am hinteren Theile desselben, bei *a*, liegen die Punktsubstanzknäuel, welche analogen Gebilden im Antennalganglion der Insekten ähnlich sind. REICHERT, Obj. 3, Oc. 3. Camera.

Zur Kenntnis der natürlichen Theilung von Chaetogaster diaphanus.

Von

Hermann Wetzel
aus Potsdam.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel VI—VII und 13 Figuren im Text.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde unternommen, um bezüglich der Regenerationserscheinungen einen Vergleich zwischen den bei der natürlichen und künstlichen Theilung sich abspielenden Vorgänge zu ermöglichen. Leider musste aus Gründen, die am Schluss der Arbeit angegeben sind, von diesem Vorhaben abgesehen werden und ich musste mich darauf beschränken, nur die natürlichen Theilungsvorgänge zu studiren.

Die wichtigsten älteren Untersuchungen über die natürliche Theilung des *Chaetogaster* rühren von Semper[1] her. Weitere Angaben finden sich bei Vejdovský[2]. Als Dritter untersuchte diese Vorgänge v. Bock[3]. Die Ergebnisse seiner Arbeit waren denen der beiden erstgenannten Forscher entgegengesetzt.

Waren nun auch die Untersuchungsmethoden dieser beiden Forscher unzulängliche (Semper's Schnitte waren viel zu dick, und Vejdovský unterließ es, solche anzufertigen), so dass man wohl geneigt sein konnte, die Angaben v. Bock's, der ja mit verbesserter Technik arbeitete, entgegen den früheren als gültig zu betrachten, so erschien es aus dem oben angedeuteten Grunde wünschenswerth, die Vorgänge einer genaueren Kontrolle zu unterziehen.

---

[1] Arbeiten aus dem zool. Institut Würzburg. III. u. IV. Bd.

[2] System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.

[3] Über die Knospung von *Chaetogaster diaphanus*. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXI. 1897.

Ich entschloss mich daher auf den Rath meines verehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. KORSCHELT, dazu. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm hier meinen herzlichsten Dank für sein freundliches Interesse, mit dem er meine Arbeiten begleitete und förderte, auszusprechen.

Herrn Dr. TÖNNIGES, Assistent am Institut, verdanke ich einen großen Theil vorzüglich konservirten Materials, womit er mich zu großem Danke verpflichtete.

Der Theilungsvorgang im Allgemeinen.

Die Zeit der ungeschlechtlichen Vermehrung (Knospung) ist bei *Chaetogaster* vornehmlich der Herbst und Winter; doch wird man auch zu jeder Zeit sich theilende Thiere finden. Man kann wohl sagen, dass die ungeschlechtliche Vermehrung bei diesem Oligochäten weitaus wichtiger ist, als die geschlechtliche. Weder VEJDOVSKÝ, noch die anderen Autoren, die viel an Thieren dieser Art untersuchten, fanden Geschlechtsthiere in nennenswerther Anzahl; ihr Vorkommen kann ich mit diesen Angaben übereinstimmend nach meinen Erfahrungen ebenfalls als selten bezeichnen.

Die Theilung geht so vor sich, dass sich in der hinteren Hälfte des Thieres, da also, wo der Darm sich einfach und nicht in physiologisch und morphologisch gesonderten Abschnitten durch den Körper erstreckt, Theile desselben abschnüren; bevor sich nun aber das erste und älteste Theilstück völlig abtrennt, und losgelöst hat, haben sich vor und hinter ihm neue Einschnürungen gebildet, so dass ein *Chaetogaster*, der sich in lebhafter Theilung befindet, stets mehrere solcher Einschnürungen aufweist, die verschieden alt und dementsprechend weit vorgeschritten sind. Diese Vorgänge werden begleitet und ermöglicht durch ein kontinuirliches Längenwachsthum des Afterendes.

Ich fand, dass die Zonen stets in der Ordnung sich anlegen, wie dies in Textfig. I dargestellt ist[1]. Ob kleine Abweichungen vorkommen, konnte ich nicht entscheiden, da es völlig unmöglich ist sicher zu sagen, ob Zone *3* oder *4* älter ist, und man in der Zeit der lebhaften Theilung junge Thierketten, die erst drei oder vier Glieder aufweisen, wohl kaum findet.

Der hier skizzirte Wurm (Textfig. I) zeigt sieben Durchschnürungsstellen, von denen die mit *1* bezeichnete die älteste, die siebente die jüngste ist. Mehr wie sieben höchstens acht Durchschnürungszonen fand ich bei keinem Wurme. Ist diese Zahl erreicht, so erfolgt die Durchtrennung in der ältesten.

---

[1] Die Buchstabenerklärung der Textfiguren befindet sich bei der Tafelerklärung (p. 124).

Die Durchschnürungslinie selbst erscheint an Totalpräparaten hell, vor und hinter ihr erscheinen die Gewebe undurchsichtig, da aus der Epidermis, deren Zellen sich lebhaft theilen, Zellmassen ins Innere des Thieres wandern und es erfüllen, um sich an der Neubildung verschiedener Organe zu betheiligen.

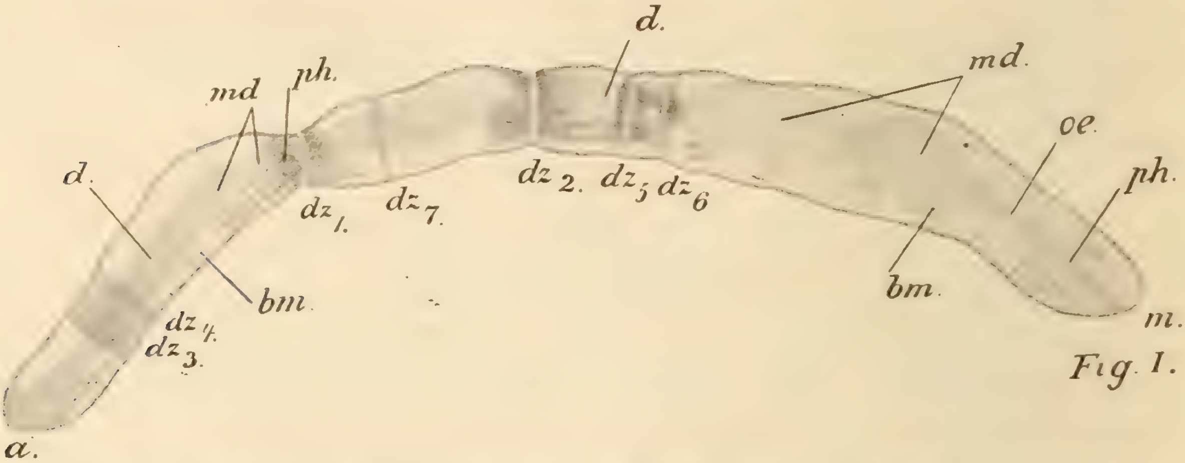


Fig. I.

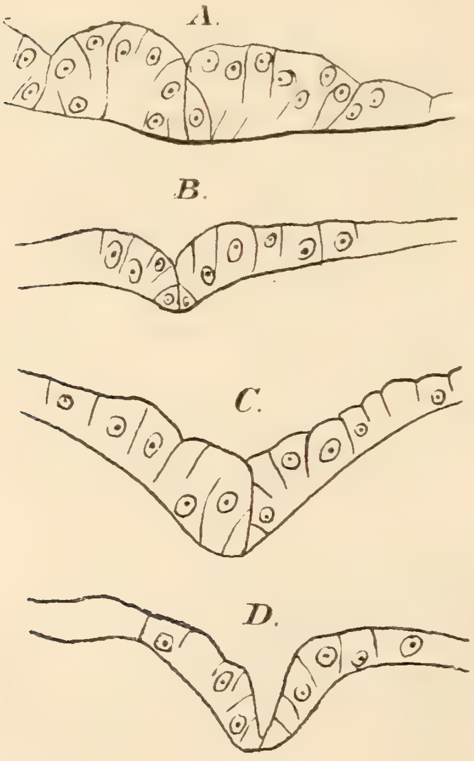


Fig. II.

An den Durchschnürungsstellen senkt sich die Epidermis rings um das Thier ein. Sie erscheint wie durch einen an dieser Stelle umgelegten Faden eingeschnürt (Fig. 4—6), anfänglich nur wenig, mit der Zeit immer tiefer. Sie selbst verdickt sich dabei durch Zellenwachsthum um den Einschnürungsring, so dass dieser desto mehr hervortritt (Textfig. II). Zu Beginn des Vorgangs klafft auch die Epidermis an der Durchschnürungslinie nicht aus einander, was erst auf späteren Stadien eintritt, wenn die Ablösung des Theilstückes nahe bevorsteht (Textfig. II *A—D*).

Die durchlaufenden Organe im Inneren des Thieres, Darm, Bauchmark, ventrales und dorsales Blutgefäß werden in der Ebene der Theilungslinie durchgeschnürt, die immer mit einem Dissepiment zusammenfällt, also zwischen zwei Segmenten liegt.

Dies fanden auch SEMPER und v. BOCK bei *Chaetogaster*, sowie VEJDOVSKÝ für *Aeolosoma*, während v. KENNEL[1] bei *Ctenodrilus pardalis* und Graf ZEPPELIN[2] bei *Ctenodrilus monostylos* beobachteten, dass die Durchschnürungslinie innerhalb eines Segmentes liege. Dies Verhalten erklärt v. KENNEL einleuchtend damit, dass bei einer intersegmentalen Lage der Knospungszone das Segmentalorgan dieser Würmer zerstört werden müsste. Nun entstehen und endigen aber nach VEJDOVSKÝ bei *Chaetogaster* die Nephridien in demselben Segment. Sie würden also bei einer intersegmentalen Lage der Knospungszone erhalten bleiben. Das Dissepiment spaltet sich beim Durchschnürungsprocess in zwei Blätter, und stellt so eine scharfe Trennung zwischen Rumpf- und Kopfzone her. Die Partie vor dem Septum (Rumpfzone) muss sich nun zum neuen Endstück, die hinter der Durchschnürungslinie (Kopfzone) zum neuen Kopf der so entstandenen zwei Tochterthiere umbilden.

Die Neubildung des Nervensystems.

Ich wende mich zunächst zur Beschreibung der Neubildung des Centralnervensystems. Bereits MAX v. BOCK hat sich in seiner Arbeit »Über die Knospung von *Chaetogaster diaphanus* Gruith« die gleiche Aufgabe gestellt. Seine Untersuchungen über die Regeneration des oberen Schlundganglions und der Kommissuren kann ich in allen wichtigen Punkten bestätigen.

Diese Organe bilden sich hauptsächlich aus dem vom Körperepithel her durch die vier Muskellücken (Textfig. III) des Wurmes eingewanderten Ektodermzellmaterial. Die Einwanderung geschieht, indem sich die Basalmembran der Epidermis an oben genannten vier Stellen löst, und hierdurch die sich theilenden Zellen ins Innere drängen; und zwar geschieht dies sowohl vor wie hinter der Theilungslinie, sowohl in der Rumpf- wie in der Kopfzone in gleichem Maße, im ersteren Falle zur Bildung des Endstückes, im anderen zur Bildung des Kopfes beitragend.

Im neu zu bildenden Kopfe hat das Ektoderm also neben anderen die Aufgabe, sich an der Bildung des Gehirns in hervorragendem Maße zu betheiligen. Zu diesem Zweck beginnen aber auch die Ganglienzellen des ersten Bauchmarkknotens sich gewaltig zu vermehren, so dass das Bauchmark in einer wohl zehnmal so großen Ganglienzellmasse eingebettet liegt, die es aber nur ventral und seitlich, nicht auch dorsal umschließt (Fig. 12). Von dieser Zellmasse, die bald mit dem eingewanderten Ektoderm verschmilzt, wachsen

---

[1] Arbeiten aus dem Zool. Institut Würzburg. Bd. V. 1882.

[2] Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.

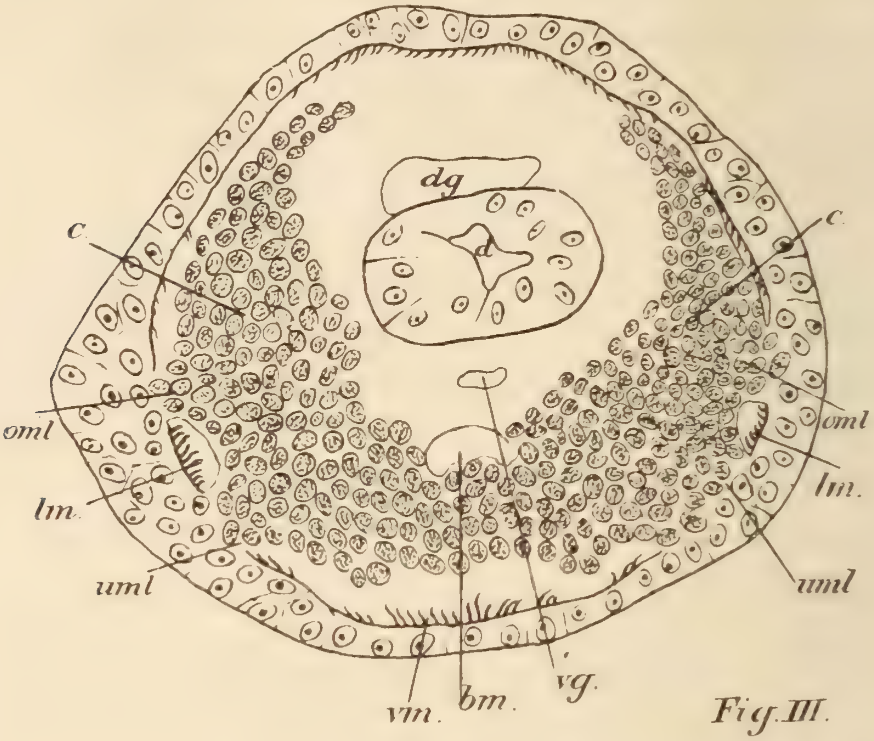


Fig. III.

nun, vom Ektoderm her stets durch Material unterstützt, zwei Stränge dorsalwärts und vereinigen sich über dem Darm zum oberen Schlund-

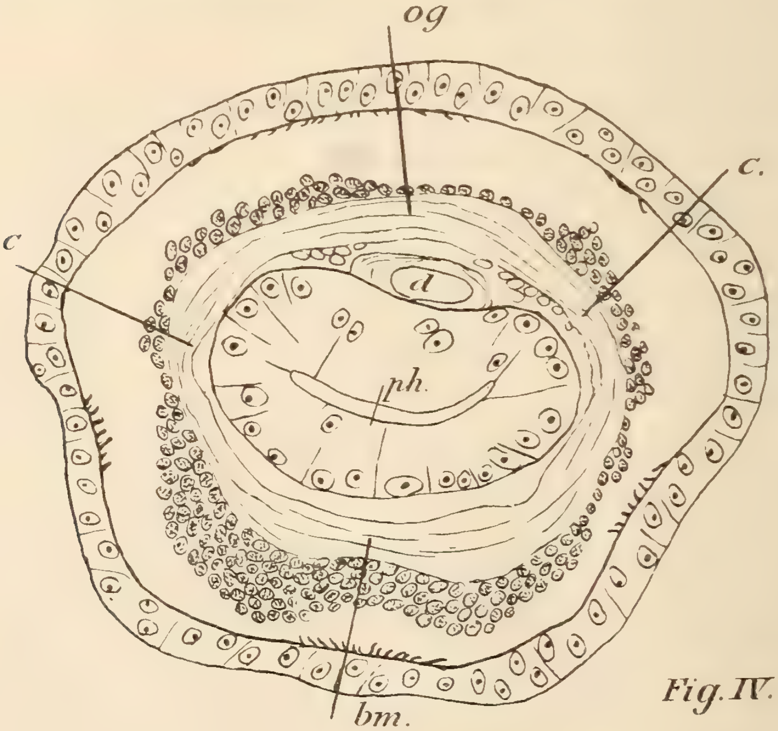


Fig. IV.

ganglion. Die Anfangs rein zelligen Gebilde bekommen bald die typische Nervenfaserstruktur (Textfig. III und IV).

In Folgendem kann ich jedoch der Ansicht v. Bock's nicht beipflichten. Die Bilder, die der Autor von den Vorgängen giebt, sind geeignet, unrichtige Vorstellungen aufkommen zu lassen. Man vergleiche seine Fig. 1—9 auf Taf. VI mit meinen Abbildungen in Fig. 11, 12, 13 und Textfig. III. Ganglienknoten und Kommissuren bilden gewaltige Zellmassen, die das Innere des Thieres fast erfüllen. Auf den Abbildungen v. Bock's erscheinen sie als zarte dünne Zellstränge von etwa drei Zellen Dicke. Es bleibt hier kaum eine andere Annahme, als dass v. Bock's Präparate in Folge von Sublimatkonservirung geschrumpft waren.

In Folge dessen, und der hierdurch bedingten Verschiedenheit unserer Präparate stellt sich der Vorgang bei mir in manchen Einzelheiten einfacher dar, als bei v. Bock. Die »Stützstränge«, die nach seiner Angabe »von dem der Peripherie anliegenden Gewebestrang« (Kommissur) »in radiärer Richtung zum Darme wachsen«, schwinden bei der weiteren Entwicklung zwar wieder, aber nicht in dem Sinne, dass sie sich rückbilden, wie doch wohl v. Bock meint, sondern sie gehen in die immer dicker werdenden Kommissuren über und werden von ihnen aufgenommen, die schließlich selbst fast bis zum Darme reichen. Der schmale Zwischenraum zwischen ihnen und dem Darm wird von Mesoderm erfüllt, das auf der Zeichnung der Übersichtlichkeit wegen fortgelassen wurde.

Ferner sagt v. Bock: Die Anlage des oberen Schlundganglions besteht in einer »spindelförmigen« Verdickung der Kommissuren. »Die Entstehung dieser Anlagen scheint in keinem festen Verhältnis zur Längenentwicklung der jungen Schlundkommissuren zu stehen. Bald bilden letztere, schon während sie ganz jung sind, am freien Ende die erwähnten Verdickungen, bald erst wenn sie schon hoch hinauf gewachsen sind.« Eine solche Unregelmäßigkeit der Anlage ist vielleicht möglich, doch wurde sie von mir niemals bemerkt. Ich fand, dass sich die zelligen Kommissuren ohne Verdickung über dem Darm und dorsalen Blutgefäß vereinigen. Sie weisen dabei schon eine schwache Faserstruktur auf (Fig. 11). Nun erst beginnt sich das Organ zu verdicken. Fig. 2 und 3 (cf. auch die Figurenerklärung) zeigen solche Stadien, auf denen die dorsale Verbindung der Kommissuren zwar hergestellt, aber noch recht schwach ist, während wir auf Fig. 4, 5 und 6 das obere Schlundganglion bereits zu ansehnlicher Größe angewachsen und von vielen Ganglienzellen umlagert sehen.

Überraschend wirkt die Bemerkung v. Bock's: »indem die Kommissuren offenbar die Tendenz zeigen, aus dem geknickten Verlauf, zu dem sie dadurch genöthigt waren, dass sie den Seitenmuskel außerhalb umgriffen, in eine rundere Form überzugehen, also sich zu verkürzen, drängen sie den Seitenmuskel nach innen, welcher nun an dieser Stelle ganz degenerirt und zerfällt, und die beiden Muskellücken jeder Seite vereinigen sich (Taf. VI, Fig. 8 und 9).

Obwohl meine Untersuchungen dieser Verhältnisse nicht so eingehende waren, wie die bezüglich der Neubildung des Darmkanals, auf die ich mein Hauptaugenmerk richtete, glaube ich doch aussprechen zu dürfen, dass ein solcher Vorgang, wie ihn v. Bock hier schildert, dem thatsächlichen Verhalten nicht entspricht. Ich habe von all diesem nichts so zu deuten vermocht, wie v. Bock. Es schien mir undenkbar, dass die Kommissur um den Lateralmuskel herumgehen sollte.

So legte ich der Frage zunächst keine Wichtigkeit bei. Gegen den Abschluss meiner Untersuchungen veranlasste mich jedoch die Sicherheit, mit der v. Bock seine Angaben macht, dazu, von Neuem meine Präparate daraufhin durchzusuchen, ob nicht doch ein Umgreifen des Lateralmuskels von Seiten der Kommissur stattfände. Zu meiner Überraschung fand ich jetzt, dass eine Anzahl von Querschnittserien an den betreffenden Schnitten thatsächlich dieses Verhalten zeigen. Der Lateralmuskel lag innerhalb der Kommissur!

Nach langem vergeblichen Bemühen, diese Lage zu verstehen, begann ich ganz genau zu prüfen, ob dieses Verhalten nicht nur ein scheinbares sein könne. Ich glaube die Erklärung dafür auch thatsächlich gefunden zu haben:

Es wurde bereits gesagt, dass sich an der Durchschnürungsstelle die Epidermis einsenkt (s. Textfig. II). Mit ihr thut es auch die subepitheliale Längsmuskulatur, also auch der Lateralmuskel. In späteren Stadien, wenn die Einsenkung bereits tief und weit vorgeschritten ist, findet man, dass die Epidermis fast im rechten Winkel eingeknickt ist, eben so der Lateralmuskel. Auf Querschnitten muss also diese eingesenkte Epidermis mit dem darunter liegenden Muskel, annähernd längs getroffen werden; letzterer kontrahirt sich beim Konserviren besonders stark, und hebt sich so noch etwas von der Epidermis ab (s. Fig. 5 und 6, Taf. VI).

Schon jetzt wird man zugeben müssen, dass es leicht möglich ist auf Querschnitten den Lateralmuskel innerhalb der Kommissur anzutreffen, aus obigen Gründen.

Dass dies Phänomen aber seine Ursache nur in einer falschen Deutung des Schnittes (man beurtheilt ihn als Querschnitt, während man ihn z. Th. als Längsschnitt aufzufassen hat) haben kann, wird uns durch folgende Beobachtung zur Gewissheit.

Ich fand nämlich, dass Lateralmuskel und Kommissur nie auf gleicher Höhe in dem Schnitte lagen. Ich musste den Tubus stets etwas senken resp. heben, um z. B. den Muskel klar und scharf im Gesichtsfeld zu haben, nachdem ich vorher die Kommissur scharf eingestellt hatte. Schon das machte mich aufmerksam. Dann fand ich, dass die Kommissur in der Höhe, wo der Lateralmuskel lag, abbrach, d. h. also, aus der Schnittebene fiel. Also immer nur an Schnitten, auf denen die Kommissur nicht ganz längs getroffen war (nur äußerst selten wird das gelingen), war zu beobachten, dass der Lateralmuskel innerhalb der Kommissur lag. Unter meinen Querschnitten fand ich einen, der die ganze Kommissur zeigte (nur dorsal fiel ein Stückchen aus der Ebene). Hier sah man nun deutlich, dass der Lateralmuskel nicht innerhalb der Kommissur lag, somit auch nicht von dieser umwachsen war.

Alle anderen Querschnitte waren entweder nicht ganz genau quer gerichtet, oder es hatten sich die Organe, besonders der mit der Epidermiseinsenkung eingewachsene Lateralmuskel, bei der Konservirung verschoben. So konnte er auf Querschnitten ungefähr in gleicher Ebene mit der Kommissur zu finden sein. Dass er natürlich dem Centrum des Schnittes näher liegt, als die Kommissur, wird jetzt, wenn wir stets an die Einschnürung denken, nicht mehr Wunder nehmen.

Erwähnen muss ich noch einen Widerspruch, der sich in den Fig. 5 und 7, Taf. VI, bei v. Bock zeigt. Auf diesen Querschnittsbildern sieht man auf jeder Seite einen Zellstrang, der von der unteren Muskellücke radiär zum Darme läuft. v. Bock thut ihrer im Text nicht Erwähnung, als wären sie die bekannten Stützstränge. Die können sie aber nicht sein, denn sie stehen mit den Zellen des Darmes völlig in Verbindung. Eine Abgrenzung gegen den Darm besteht nicht. Wir haben es hier sicher mit einem Querschnitt zu thun, der etwa meiner Fig. 14 entspricht. Durch etwas schräge Schnittrichtung sind die zwei Pharynxdivertikel, denn um solche handelt es sich, unzweifelhaft längs getroffen, und wir sehen sie bereits in Verbindung mit dem Ektoderm. v. Bock muss dies nicht erkannt haben, da man solche Bilder nicht allzu oft und nur bei schräger Schnittrichtung antrifft, sonst hätte er es nicht versucht, an diesem alten Stadium, an dem die Regeneration des oberen Schlundganglions bereits abgeschlossen ist, nachzuweisen, dass es sich eben anlegt. Durch die schräge Schnittrichtung (von ventral vorn nach dorsal hinten) traf er jedoch das obere

Schlundganglion selbst nicht mehr, und musste wohl so zu der Annahme gekommen sein, es handle sich um eine noch junge Anlage. Kurz: Fig. 5 und 7 sind überhaupt zu alt, um über die Regeneration des Nervensystems noch etwas zeigen zu können, denn nach v. Bock's und meinen übereinstimmenden Befunden ist letztere bereits fast abgeschlossen, d. h. es haben sich die Kommissuren bereits dorsal vereinigt, ehe in der ventralen Darmwand eine erhebliche Verdickung als Beginn der Pharynxbildung aufgetreten ist; auf den zwei genannten Figuren v. Bock's ist er aber bereits fast fertig gebildet.

Auch die Regeneration des Bauchmarks in der Rumpfzone, sowie sein Längenwachsthum, wozu es durch das beständige Wachsen des Zooids gezwungen ist, wird ermöglicht durch Einwanderung von Ektodermzellen, oberhalb und unterhalb der Lateralmuskeln, wie in der Kopfzone. Zugleich betheiligen sich auch die Ganglienknoten, indem sich ihre Zellen stark theilen, an diesen Neubildungen.

Die Bildung der Endpartie des Bauchmarks am Hinterende des vorderen Theilthieres geschieht erst nach der Trennung der Zooide. Zu diesem Zweck verschmilzt der letzte Ganglienknoten mit dem Körperepithel, dessen Basalmembran eine Strecke weit gelöst wird, an zwei Stellen, nämlich den beiden unteren Muskellücken. Dann kann man eine reihenweise Anordnung der Ganglienzellen beobachten, in deren Richtung die Fasersubstanz des Bauchmarks zu Nervenästen auswächst, offenbar, indem sich das Protoplasma der Ganglienzellen in diesem Sinne umwandelt.

So sehen wir, wie auch hier das Ektoderm sich in gleicher Weise an der Bildung der nervösen Organe betheiligt, wie in der Kopfzone an der Bildung der Kommissuren und des oberen Schlundganglions, indem es Zellen einwandern lässt, und so das Material zu den Neubildungen liefert. Unterstützt wird es hier wie dort von der Ganglienkette des Bauchmarks, deren Zellen sich lebhaft theilen.

Die Neubildung des Darmkanals.

Betreffs der Neubildungen des Darmes stimmen meine Untersuchungen mit denen v. Bock's im Princip überein. v. Bock hat es zum ersten Male ausgesprochen, dass bei der natürlichen Theilung von *Chaetogaster* der neue Pharynx des Thieres sich vom Entoderm, also vom Darm aus bildet. Er trat damit den Befunden Semper's und Vejdovský's entgegen, welche Beide behaupteten, dass der neugebildete Pharynx ektodermaler Natur sei. Der Autor widerlegt die

Angaben der beiden letztgenannten Forscher ausführlich. Ich verweise diesbezüglich auf die Seiten 128—131 seiner Arbeit.

Wie bereits erwähnt, fand auch ich, wie v. BOCK, dass der neue Pharynx vom Darm aus gebildet wird. Es war so eine erfreuliche Übereinstimmung in der grundlegenden Frage festzustellen. In den Einzelheiten jedoch, und theilweise doch sehr wichtigen, wird das Ergebnis meiner Untersuchungen beträchtlich abweichen.

v. BOCK's Technik war wohl für die genaue Feststellung dieses so komplicirten Vorganges nicht ausreichend. Er schnitt 10 μ dick, zu dick um bei der Kleinheit des Objekts und den dichtgedrängten »unentwirrbaren« Zellmassen klare Bilder zu erlangen. Auch konnte hierzu die Färbung mit Boraxkarmin und Hämatoxylin, die ja reine Kernfarbstoffe sind, wenig beitragen.

Die HEIDENHAIN'sche Eisen-Hämatoxylinmethode, die ich anwandte, ist dagegen wohl geeignet, an genügend dünnen Schnitten (etwa 5 μ) die Zellgrenzen mustergültig hervorzuheben. Es gelang mir so, stets unzweifelhafte, scharf abgegrenzte Bilder zu erlangen.

Eine Hauptquelle mancher Irrthümer v. BOCK's liegt ferner, wie ich glaube, darin, dass er mit Sublimat konservirte. Ich erzielte damit durchweg ungünstige Resultate, im Vergleich zu denen, die die Konservirung mit HERMANN'scher Lösung ergab. Die außerordentlich zarten Gewebe des *Chaetogaster* vertragen nach meinen Erfahrungen die zu starken Quellungen führende Sublimatlösung nicht, und es treten mannigfache Veränderungen des Objekts auf. Die Bilder v. BOCK's erwecken jedenfalls den Eindruck, als ob sie nach geschrumpften Präparaten gezeichnet sind, da er sie, wie er besonders hervorhebt, nicht schematisirte. Dass aber normale Schnitte durch eine Knospungszone von *Chaetogaster* nicht so übersichtlich und schön geordnet aussehen, das wird mir Jeder bestätigen, der dieses Objekt studirte[1].

Ferner fällt sogleich der Mangel an sagittalen Schnitten in seinen Tafeln auf. Nur an ihnen kann man zu einer richtigen Vorstellung von den Verhältnissen bei der Neubildung des Darmes gelangen. Querschnitte, die allerdings für das Studium der Regeneration des Nervensystems maßgebend sind, können nur im Anschluss an sagittale Schnitte zur Beleuchtung einzelner Verhältnisse dienen.

---

[1] v. BOCK sagt p. 107: »SEMPER klagt mit Recht darüber, dass die Vorgänge bei der Regeneration von *Chaetogaster* sich in so stürmischer Weise abspielen«, dass im Innern der Knospungszone die Elemente sich so drängen, so unabgegrenzte, unentwirrbare Massen bilden .... etc.

Von den vier sagittalen Schnitten, die v. Bock abbildet, sind meines Erachtens noch drei missverständlich aufgefasst, wie ich später durch Vergleich mit entsprechend alten Schnitten meiner Tafeln darzuthun gedenke.

Ich hoffe also nun auch einen Beweis zu bringen, dass der neue Vorderdarm entodermaler Natur ist, den v. Bock meiner Ansicht nach in seiner Darstellung nicht erbracht hat.

Man muss auf ganzen Quer- und Sagittalschnitten zeigen, wie der Pharynx aus der ventralen Darmwand allmählich hervorwächst, bis er die Epidermis erreicht. Darmquerschnitte für sich sind immer anfechtbar, denn oft lassen sich an alten Stadien Stellen zeigen, die für sich ganz den Eindruck erwecken, als handle es sich um eine noch junge Neubildung, und nur die ganze Serie belehrt über das Alter des Regenerats. Wer also zweifeln will, kann hier leicht Anlass finden.

Die Neubildung des Pharynx beginnt damit, dass die basalen Zellen der ventralen Darmwand — nicht das Epithel — sich zu theilen beginnen (Fig. 1). Die ventrale Darmwand verdickt sich auf diese Weise eine Strecke weit, nicht nur »an einer kleinen Stelle«, wie v. Bock angiebt. Am vorderen Ende der verdickten Partie löst sich aber die Basalmembran des Darmes, und die Zellen wuchern in die Leibeshöhle hinein, einen schräg nach vorn und unten gerichteten Zellstrang bildend, der zunächst noch ohne Lumen ist (Fig. 1, 2, 11, 12). Die Zellwucherung bleibt auch nicht nur auf die ventrale Partie der Darmwand beschränkt, sondern erstreckt sich auch seitlich, umgreift also den Darm halbmondförmig (Fig. 11). Es scheint mir sogar, dass die ersten Zelltheilungen etwas lateral auftreten. Jedenfalls können Fig. 11 und eine Anzahl anderer von mir beobachteter Querschnittbilder dafür sprechen. Die Verdickung träte demnach seitlich in der Darmwand auf, und schlösse sich erst ventral in Folge zunehmenden Wachsthums.

Der Ausdruck »die Darmwand verdickt sich« lässt leicht die Vorstellung aufkommen, als nehme dadurch der Umfang des ganzen Darmes zu. Keineswegs. Er bleibt der gleiche, denn die Verdickung geht nach innen, indem die neu entstehenden Zellen das über ihnen liegende Darmepithel vor sich her schieben, und in das Lumen hineindrängen. So aus dem Zusammenhange gelöst, stirbt es bald ab (Fig. 3, 5, 11). In den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten differenzirt es sich vorzüglich von den jungen neuen Zellen.

Später, wenn der neue Pharynx immer mehr an Umfang und

Ausdehnung zunimmt, zerfällt der alte Darm gänzlich (Fig. 14), und zwar auf der ganzen Strecke, die der neue Vorderdarm einnimmt. v. Bock erwähnt diese Thatsache nicht, auch auf seinen Figuren tritt sie nicht zu Tage. Schon hier möchte ich daher im Voraus auf Folgendes hinweisen. Entgegen der irrigen Annahme v. Bock's, die dorsale Wand des alten Darmes bilde — zum Theil — die dorsale Wand des Pharynx, während diese selbst aus einander weichen und so verschwinden soll. Die Anlage des neuen Vorderdarmes leitet den Zerfall der Elemente des alten Darmes ein, je mehr der neue Pharynx wächst, um so mehr zerfallen die Darmzellen. Hat der neue Vorderdarm die Epidermis erreicht, so ist der alte Darm völlig funktionsunfähig (Fig. 4—6 und Fig. 14). Also der ganze Pharynx des Tochterthieres muss aus der Verdickung der ventralen Darmwand (eben der ersten Anlage des neuen Pharynx) hervorgehen. Eine Betheiligung des alten Darmes ist völlig ausgeschlossen. Von den hierher gehörigen Abbildungen v. Bock's (Taf. VIII, Fig. 47, 48, 49) ist Fig. 48, die das Auseinanderweichen der dorsalen Pharynxwand zeigt, mir nicht verständlich. Hier hat unzweifelhaft die Schrumpfung erst das Auseinanderweichen bewirkt. Die hier abgebildeten fünf Querschnitte (Textfig. V—IX) bilden eine Serie. Ihr Alter entspricht ungefähr dem der Serie, aus der ich drei Sagittalschnitte in Fig. 4—6 abbildete. Die Reihenfolge der Schnitte geht von hinten nach vorn. Textfig. V und VI würden den Fig. 47 und 48 v. Bock's ziemlich genau entsprechen. Es geht aus ihnen wohl unzweideutig hervor, dass hier ein Auseinanderweichen der dorsalen Pharynxwand nicht angenommen werden kann. Der darüber liegende alte Darm (*d*) ist ja auch völlig funktionsunfähig; auf manchen Schnitten ist nicht einmal mehr ein Zellkern in ihm zu erkennen; wie kann er also in ein neugebildetes Gewebe eingeschaltet werden!

In die Leibeshöhle hinein wächst nun der Pharynx, der gegen seine Umgebung stets gut abgegrenzt ist, indem er das ventrale Blutgefäß zur Seite drängt (Fig. 12 und 13), bis er auf das Bauchmark stößt, das ihn zwingt, sich zu gabeln (Fig. 13). So erreicht der neue Vorderdarm Anfangs nur in zwei Ästen (Divertikeln) das Körperepithel; die Mundöffnung wird also paarig angelegt (Fig. 4—6). Bedingt wird dieses Verhalten einzig durch das Bauchmark.

Eine Querschnittreihe durch ein solches Stadium, wie es Fig. 4—6 zeigen, bilden die Textfig. V—IX, die nach ein und derselben Serie gezeichnet wurden. Textfig. V und VI gehen noch durch den unpaaren Theil des neuen Pharynx, Textfig. VII und VIII liegen an der Grenze, wo sich die Divertikel abzweigen, Textfig. IX trifft nur noch diese. Der darüber liegende alte Darm lässt nur selten Zellen und Zellgrenzen in sich erkennen.

Noch bevor die Körperoberfläche erreicht ist, tritt in dem neuen Pharynx ein spaltförmiges Lumen auf, das Anfangs senkrecht steht (Fig. 15), doch bald, sowie der neue Pharynx seine zwei Divertikel rechts und links vom Bauchmark ausschickt, sich im unpaaren Theil des Pharynx quer stellt, entsprechend der Halbmondform (Textfig. V bis VII) und sich auch in die Divertikel hinein erstreckt.

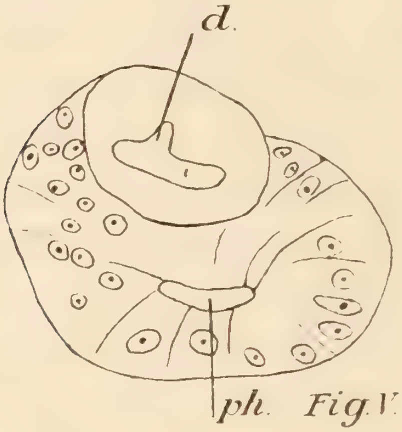


Fig. V.

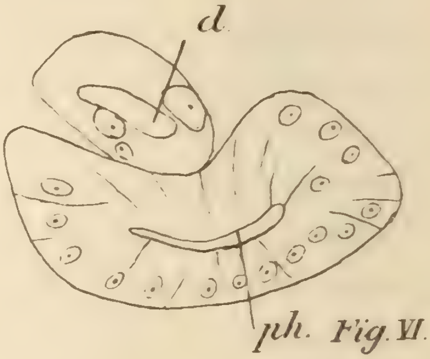


Fig. VI.

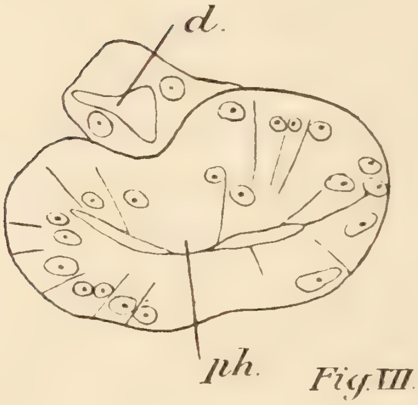


Fig. VII.

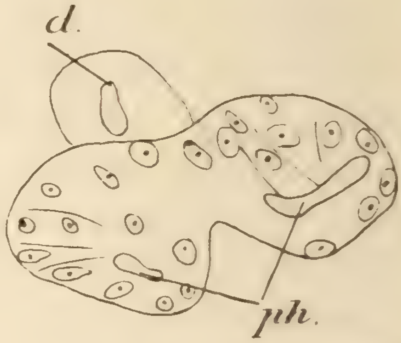


Fig. VIII.

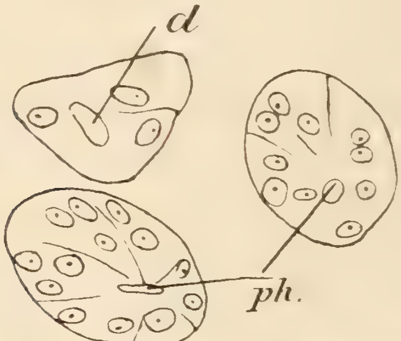


Fig. IX.

Betreffs des Ursprungs des Lumens glaube ich, wie v. Bock, dass es als eine Aussackung des Darmlumens aufzufassen ist. Dafür spricht schon die Anfangs senkrechte Stellung des Lumens.

Das Darmlumen zeigt sich auf Querschnitten gewöhnlich oval, mit dem größten Durchmesser in der Horizontallinie (Fig. 12); an der Stelle jedoch, wo sich die ventrale Darmwand zur Pharynxanlage zu verdicken beginnt, stellt es sich senkrecht (Fig. 11 und 15), und es gelingt auch bisweilen zu zeigen, wie ein Spalt vom alten Darmlumen in den Pharynx hineinzieht (Fig. 16). Sobald die Aussackung aufgetreten ist, schließt sie sich aber auch gleich wieder gegen das Darmlumen ab, damit, wie v. Bock richtig bemerkt, keine Nahrungspartikel in das Lumen des noch unfertigen neuen Pharynx gelangen.

Nun habe ich noch einer Beobachtung v. Bock's zu gedenken, die ich für unrichtig halte. Vom Ektoderm her sollen nämlich den beiden Pharynxästen (Divertikeln) je eine kleine Ektodermeinstülpung entgegenwachsen. Diese habe ich nie gefunden.

Es ist mir aber möglich, zu erklären, wie die Verschiedenheit der Auffassung zwischen uns zu verstehen ist. Man vergleiche meine Fig. 14 mit v. Bock's Fig. 9, Taf. VI und Fig. 46, Taf. VIII. Auf allen findet sich eine Einknickung in der äußeren Linie des Ektoderms, die v. Bock als Einstülpung und künftige Mundöffnung anspricht. Sie hat jedoch mit der Mundöffnung nichts zu thun. Ihre Entstehung lässt sich jedoch unschwer verstehen, wenn man in Betracht zieht, dass eine solche Einknickung in dem äußeren Kontour der Epidermis sich zeigen muss, wenn der Schnitt (— auch ein genau senkrechter giebt hier keine Sicherheit —) über die Durchschnürungslinie hinüber geht, und so die Epidermis jenseits der Einschnürungslinie (also in der Rumpfzone) anschneidet. Da nun aber die Ausmündung der Pharynxschenkel hart an der Grenze zwischen Kopf- und Rumpfzone liegt, so ist es gar nicht zu vermeiden, öfter solche Bilder zu erlangen[1].

Eine Einknickung ist nun aber immer noch keine Einstülpung; dies muss man ferner bedenken, wenn die erste Erklärung auf Zweifel stoßen sollte. Da müsste sich die ganze Epidermis einfalten. Doch wenn sie in der That eine Einstülpung wäre, so muss sie sich auf den folgenden Schnitten zeigen lassen, aber — das ist das Entscheidende — noch ohne Zusammenhang mit den Pharynxschenkeln. v. Bock bildet nun auch eine solche Serie ab (Fig. 43—46, Taf. VIII), doch ist diese nicht beweisend. Die »solide Zellmasse«, die auf Fig. 44 Pharynxlumen von der Ektodermeinstülpung trennen soll, ist nichts Anderes, als ein Abschnitt des Pharynxschenkels, dessen Lumen sich hier schloss, wie man es oft findet, dass das Lumen auf einem Schnitte fehlt, während es auf dem vorhergehenden und dem folgenden deutlich zu beobachten ist. Die Zellmasse ist sonst so gut abgegrenzt und gleicht in Umfang und Form ganz dem Pharynxschenkel einerseits (Fig. 43) und der vermeintlichen Ektodermeinstülpung andererseits (Fig. 45). Es liegt hier unzweifelhaft ein kontinuirlicher Zellstrang zwischen Darm und Epidermis vor, dessen Lumen aber an einer Stelle (Fig. 44) stark komprimirt und desshalb nur schwer sichtbar zu machen ist. Das Lumen schließt sich eben, wie gesagt, öfters an einzelnen Stellen, oft auch in der ganzen Länge des Pharynxschenkels, und zwar so eng, dass es einer vorzüglichen Differenzirung und einer Immersion bedarf, um es zu entdecken; bisweilen ist dies überhaupt unmöglich. v. Bock hat somit meiner Ansicht nach die Existenz einer Ektodermeinstülpung nicht nachgewiesen, d. h. sie ohne Zusammenhang mit den Pharynxschenkeln zur Anschauung gebracht.

---

[1] Ich habe an einem Modell eines sich durchschnürenden Wurmes, das ich mir leicht verfertigte, und durch das ich dann einen Schnitt in der angegebenen, etwas schrägen Richtung legte, mich von der Richtigkeit meiner Überlegung überzeugt.

Wie wenig sich auch nach v. Bock sagen lässt, wo die Bezeichnung Ektodermeinstülpung, wo Pharynxschenkel anzuwenden ist, zeigen die Figg. VII, 36 und 37. Auf Fig. 36 heißt Pharynxlumen, was auf Fig. 37 Ektodermeinstülpung genannt wird. Einen Unterschied vermag ich hier nicht zu entdecken.

Wir hätten nun noch zu verstehen zu suchen, wie aus der paarig angelegten Mundöffnung die unpaare entsteht. Auch hierüber halte ich v. Bock's Angaben für nicht genau genug. Er sagt: »Die paarigen Schlundöffnungen rücken zusammen, indem ihr Außenrand bedeutend stärker wächst, als ihr Innenrand, und drängen dadurch die zwischen ihnen liegende Partie der Epidermis sammt Ventralmuskel und Bauchmark in die Höhe. Gleichzeitig aber wachsen die beiden Schenkel des Schlundes, da, wo sie vom unpaaren Pharynx abgehen, entsprechend dem schon oben (p. 124) erwähnten Breitenwachsthum des letzteren immer mehr zusammen, umgreifen die in die Höhe geschobene ventrale Gewebepartie (sammt Bauchmark) und vereinigen sich unter ihr mit den zusammenrückenden ektodermalen Mündungen. So entsteht der unpaare Mund.«

Wie können die paarigen Schlundöffnungen zusammenrücken, wenn ihr Außenrand stärker wächst als ihr Innenrand? Die paarigen Schlundöffnungen rücken auch gar nicht zusammen, sondern der unpaare Mund ist ungefähr so breit, als die paarigen Schlundöffnungen von einander entfernt sind. Später freilich verengt sich das Lumen beträchtlich.

Ferner ist die Beobachtung irrthümlich, dass das Bauchmark mit dem Ventralmuskel in die Höhe gedrängt und umwachsen würde, und in das Lumen des neuen Pharynx gelange. Der neue Schlund geht nämlich nicht durch die genannten Gewebe, sondern über sie und vor ihnen hinweg zur Epidermis an einer Stelle, wo Bauchmark und Ventralmuskel in Folge der fortgeschrittenen Durchschnürung bereits der Resorption verfallen sind (Fig. 4—6). Da dies jedoch erst eintritt, wenn der Durchschnürungsprocess ziemlich weit vorgeschritten ist, so sieht sich eben der neue, zur Epidermis vordringende Pharynx gezwungen, zunächst seitlich, neben dem Bauchmark seinen Weg zu nehmen, um erst später, wenn eben das Bauchmark dort geschwunden ist, in der Mitte nachzuwachsen. Dies geschieht nun so, dass der unpaare Theil des Pharynx weiter vordringt, und so die beiden Schenkel zur Verschmelzung bringt, indem immer mehr von ihnen in den unpaaren Theil des Pharynx übergeht, dieser also um so viel wächst, als die paarigen Schenkel an Länge abnehmen. Die Schenkel, auch noch im Wachsen begriffen, erleichtern ihrerseits durch Verbreiterung nach der Medianlinie zu den Vorgang. Mit dem hierdurch gegebenen Schwinden der paarigen Divertikel wird auch ihr paariges Lumen zu dem unpaaren spaltförmigen Lumen der neugebildeten Mundbucht.

Das was nun v. Bock im Darmlumen liegen sah, halte ich für das abgestorbene, durch die Pharynxwucherung losgelöste Epithel der ventralen Darmwand (Fig. 3, 4—6 [*de*], 14). Täuschen können hier auch Schnitte, auf denen eine zufällige Wölbung der Wand des Pharynx angeschnitten wurde. Man sieht dann eine Gewebepartie frei im Lumen liegen, wie ich es auch beobachten konnte, die folgenden Schnitte bei lückenlosen Serien belehren jedoch bereits über die Natur dieses Anfangs allerdings überraschenden Gebildes. v. Bock's und meine Auffassung von dem Entstehen des unpaaren Mundes aus der paarigen Anlage sind also in folgendem Punkte grundsätzlich verschieden. v. Bock meint, die nothwendige Durchtrennung des Bauchmarks und Ventralmuskels, sowie der ganzen ventralen Gewebepartien erfolge durch Umwachsung von Seiten des neuen Pharynx. Meine Ansicht geht dahin, dass das immer tiefer schnürende Epithel die Resorption der genannten Organe bewirkt, so dass der neue Pharynx den Weg frei findet, der anfänglich, als das Bauchmark noch intakt war, verlegt war, wesshalb der junge Pharynx seitlich die Epidermis zu erreichen suchen musste. Fig. 52 und 53 auf Taf. VIII v. Bock's vermag ich auf Grund der von mir erhaltenen Befunde nicht zu erklären.

v. Bock erwähnt nun noch eine Ektodermfalte, die zur Zeit der Bildung der unpaaren Mundöffnung sich anlegen soll, mit folgenden Worten: »Ferner wächst aus einer Partie des Ektoderms an der Ventralseite des Wurmes eine Falte hervor, welche sich wie eine Unterlippe über die ventrale Epidermiseinschnürung herüberlegt, oder diese doch wenigstens erreicht. Sie bildet später den ventralen Rand der Mundöffnung. - Im Grunde dieser Falte liegen dann die zwei ektodermalen Schlundöffnungen.« Taf. VIII, Fig. 41, die ich in Textfig. XI wiedergegeben habe, zeigt diese Falte im sagittalen Längsschnitt. Auch hier vermag ich Bild und Beschreibung nicht in Einklang zu bringen und möchte gleich die Frage einwerfen: in welchem Verhältnis steht diese Falte zu den paarigen Ektodermeinstülpungen? Wie diese, so existirt auch die »Falte« meiner Ansicht nach nicht. Soll man etwa die letzten vier Kerne zu der von v. Bock doch angenommenen Ektodermeinstülpung rechnen, so verschwindet da eine Falte so gut wie ganz. Thut man dies nicht, um letztere zu retten, wo bleibt dann die Ektodermeinstülpung?

Ich meine, v. Bock hat die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm nicht richtig erkannt. Es ist dies durchaus nicht so einfach, wie er meint. Es gelang mir jedoch an einer genügenden Anzahl von Schnitten die Grenze unzweifelhaft festzustellen. Sie liegt, da der gesammte Pharynx entodermal sich bildet, viel weiter nach außen, als sie v. Bock abbildet (Textfig. XII). Ich verweise hier auf meine Fig. 6 und 9. In der Struktur und Form der Zellkerne zeigt sich, so deutlich sonst die Grenze ist, kein nennenswerther Unterschied. Besonders Fig. 9 lässt wohl keinen Zweifel, wo die Grenze zwischen eingefaltetem Ektoderm, und entodermalem Pharynx liegt. Auch dorsal, wo die Vereinigung beider Gewebe noch fehlt, sieht man bereits, dass es nicht zu einer Ektodermeinstülpung kommen kann. Auf dem Endstadium (Fig. 10) bildet allerdings das Ektoderm, das stark gewachsen ist, und sich verdickt hat, den Rand der Mundöffnung. Liegt hier also keine Einstülpung vor? Ich nehme keine an. Hat sich das Ektoderm vor die Mundöffnung gezogen, so ist das hinreichend durch die starken Kontraktionen des Wurmes bei der Konservirung erklärt. Für ausgeschlossen kann es natürlich nicht gehalten werden und möchte ich dies noch ausdrücklich hinzufügen, dass nämlich noch nachträglich, wenn die Verbindung zwischen Entoderm und Ektoderm eingetreten war, im Lauf der Zeit ein allmähliches Hineinwachsen des Ektoderms an der betr. Stelle doch noch stattfindet. Derartiges kann wenigstens aus dem Verhalten des Vorderdarmes bei den von verschiedenen

Autoren ausgeführten künstlichen Theilungsversuchen geschlossen werden.

v. Bock sah sich wohl zu der Annahme einer Ektodermfalte genöthigt, da er doch nicht die Mundöffnung nur an ihren beiden lateralen Eckpunkten — wo sich die kleinen Ektodermeinstülpungen befinden — ektodermaler Natur sein lassen konnte. So hat sie auch einen ektodermalen Boden bekommen. Wo ist aber die Decke? Die bleibt entodermal, da sie nach v. Bock von der dorsalen Wand des alten Darmes gebildet werden soll, falls ich ihn recht verstehe!

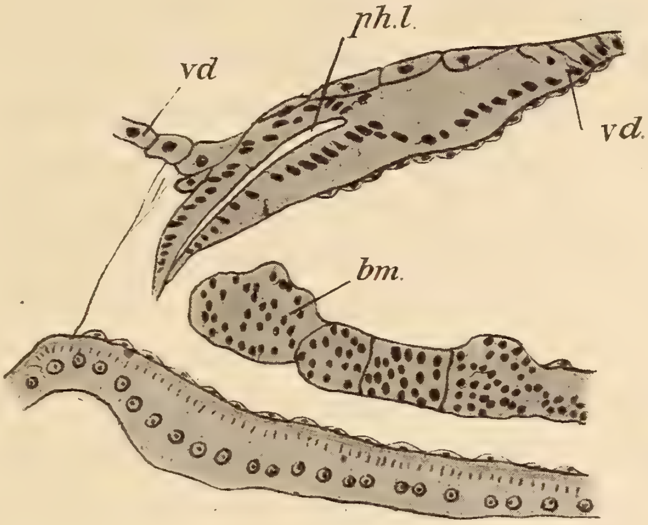


Fig.X.

Überhaupt muss ich noch einmal auf die Frage nach den zwei Ektodermeinstülpungen zurückkommen, da es von grundlegender Bedeutung für den ganzen Regenerationsvorgang ist, ob sie existiren oder fehlen. Man hätte erwarten sollen, dass v. Bock die Ektodermeinstülpungen auch auf sagittalen Schnitten darstellte, auf denen sie recht gut bei etwas schräger Schnittrichtung hätten zu sehen sein müssen; z. B. auf Schnitten, wie sie meine Fig. 4 und 6 wiedergeben. Ich habe meine gesammten besten Schnittserien der entsprechend alten Stadien (etwa 20) sorgfältig und mehrmals nach jener Ektodermeinstülpung durchsucht, jedoch ohne ein positives Resultat. Schließlich führte mich auch noch folgende Überlegung zur klaren Einsicht von der gänzlichen Unmöglichkeit des Vorhandenseins einer Ektodermeinstülpung. Jeder der zwei Pharynx-

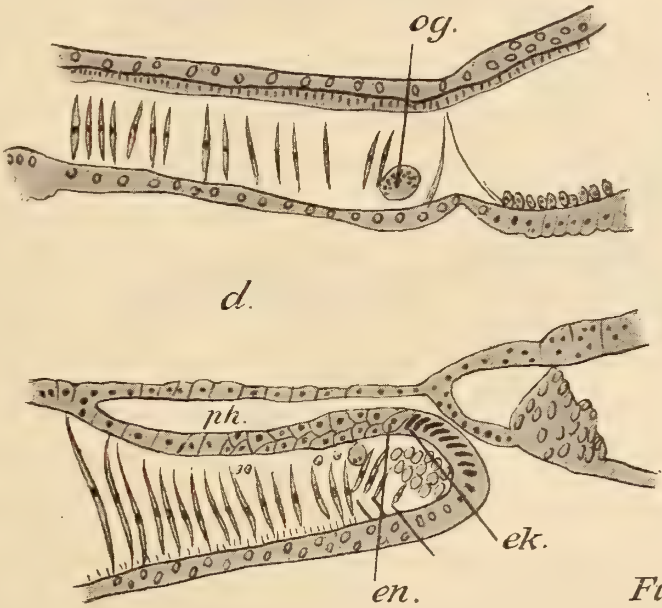


Fig.XI.

schenkel erscheint (auf dem Längsschnitt) durch ein spaltförmiges Lumen in eine ventrale und dorsale Hälfte geschieden und eben so die Ektodermeinstülpung, mit der sich ein jeder Pharynxschenkel vereinigt. Der jetzt noch paarige Mund stellt sich also dar als aus zwei Röhren bestehend, die etwas divergirend vom alten Darm nach schräg unten gerichtet zur Epidermis ziehen. Ihre Wandung ist zweierlei Ursprungs. Zwei Drittel etwa entstammen der Verdickungspartie des alten Darmes (Fig. 1 und 2), sind also entodermaler Natur, das dritte Drittel, nahe der Epidermis, war früher die Ektodermeinstülpung. Dieselben Verhältnisse müssen gelten, wenn der Pharynx unpaar geworden ist. Er muss dann ein Rohr darstellen, dessen eines Drittel (eben die jetzt gleichfalls verschmolzenen Ektodermeinstülpungen) ektodermaler Natur ist. Leider zeigt keine Figur der v. Bock'schen Arbeit, eben so wenig auch seine Darstellung, dass, nachdem der entodermale Ursprung des neuen Pharynx von ihm richtig erkannt war, und er dann noch zwei (später zu einer verschmelzenden) Ektodermeinstülpungen annehmen zu müssen glaubte, dass ihn seine Untersuchungen zu diesem eben von mir geschilderten einzig möglichen Resultat geführt haben (cf. Textfig. XII), sonst hätte er sich auch zu folgenden Konsequenzen geführt sehen müssen: Der Wurm reißt nun durch (Fig. 9). Nach v. Bock hat man sich, wie gesagt, das letzte Drittel der (bei mir nur entodermalen) Pharynxschenkel vom Ektoderm gebildet zu denken. Für die ventrale Wand ist das wohl möglich, wiewohl auch hier (in Fig. 9) bei meinem Präparat Ekto- und Entoderm deutlich getrennt waren. Der dorsalen Wand wäre aber dann gleichfalls ein ektodermales Drittel angefügt zu denken (Fig. 9), das nun mit der Pharynxwand dorsal wandert und schließlich mit der Epidermis verwächst; der dorsale Mundrand enthielte also zwischen Entoderm und Ektoderm ein Stückchen ventraler Epidermis eingeschoben. Diese Betrachtung mag zwar widersinnig erscheinen, doch lässt sich ihr wohl nicht Mangel an Folgerichtigkeit nachweisen. Führte sie also zu solchen Ergebnissen, so müsste nothwendig eine ihrer Voraus-

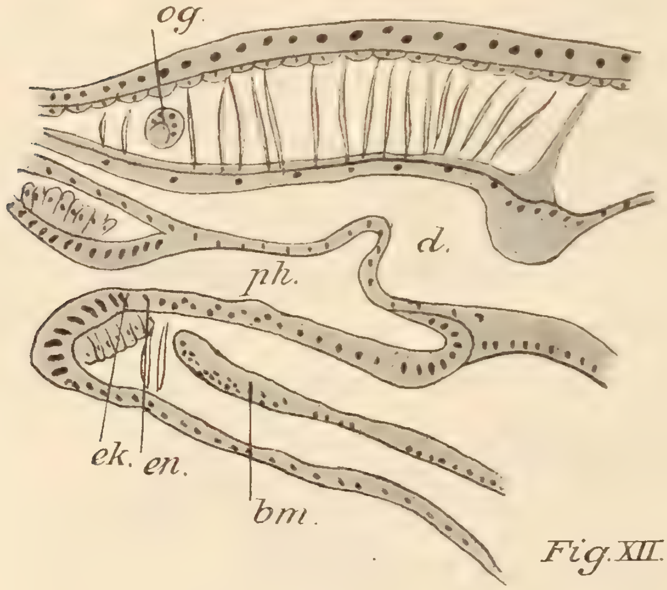


Fig. XII.

setzungen — ich meine die Ektodermeinstülpung v. Bock's — unberechtigt sein.

Betrachten wir einige seiner Figuren. Fig. 30 (Textfig. X) ist im Allgemeinen richtig. Sie entspricht etwa meiner Fig. 5. Wir sehen den neuen Pharynx durch ein Lumen der Länge nach gespalten, und können demnach eine dorsale und eine ventrale Wand an ihm unterscheiden, die beide ziemlich dick sind. Sehen wir, wie sie auf den späteren Schnitten v. Bock's erscheinen. In Fig. 41 seiner Arbeit (Textfig. XI) sehen wir die ventrale Pharynxwand bereits mit der Epidermis verschmolzen. Dieser Schnitt entspricht also recht genau meiner Fig. 4 oder 6. Völlig unbegreiflich erscheint es da nun, wie die dorsale Pharynxwand kontinuirlich in die ventrale Darmwand der Rumpfzone übergeht. Hier ist auch überhaupt keine Trennung von Pharynx- und Darmwand zu bemerken, auf die v. Bock sonst mit Recht so großes Gewicht legt (cf. Taf. VIII, Fig. 47 v. Bock's). Wir wissen nicht, ob wir den dünnen Zellstrang, der nur aus einer Lage von Zellen besteht, als dorsale Pharynxwand oder ventrale Wand des alten Darmes anzusprechen haben. Auf Fig. 42 (Textfig. XII) existirt keine dorsale Pharynxwand mehr. Welches nun von den drei Epithelien, die zur Verfügung stehen, die dorsale Pharynxwand zu ersetzen hat, und wie dies geschehen soll, vermag ich nicht anzugeben.

Ich möchte auch hier noch einmal darauf aufmerksam machen, dass nach den Verhältnissen, wie sie Fig. 41 und 42 v. Bock's (Textfig XI. und XII) zeigen, eine Durchwachsung des Bauchmarks und Ventralmuskels durch die Pharynxwand nicht stattfindet.

Wir kehren zur Schilderung des Regenerationsprocesses zurück. Die ventrale Wand des Pharynx ist vollständig mit der Epidermis in Verbindung. Ist dies erreicht, so reißt unter normalen Umständen die dorsale Brücke, die die zwei Zooide noch verband, durch[1], und das selbständige Tochterthier hat nun auch dorsalwärts die Verbindung zwischen der dorsalen Wand des Pharynx und der des Körperepithels zu bewerkstelligen. Dieser Vorgang verläuft ziemlich rasch, indem sowohl die Epidermis weiter einwächst, als auch die dorsale Pharynxwand ihr entgegenstrebt (Fig. 9).

Endlich bricht auch das Pharynxlumen nach dem Darm zu durch, und die dorsale Pharynxwand vereinigt sich rasch mit der dorsalen des alten Darmes (Fig. 10). Das Bild, das der Pharynx in Fig. 10

---

[1] Bei der Konservirung reißen die Zooide sich schon fast immer früher los in Folge der gewaltsamen Kontraktion.

bietet, entspricht nicht dem Aussehen, das derselbe beim ausgewachsenen Thiere zeigt; trotzdem kann kein Zweifel darüber sein, dass wir es hier mit dem Pharynx zu thun haben, nur in noch unfertigem Zustande. Im Übrigen lassen seine Lagebeziehungen zum oberen Schlundganglion und zur radiären Kopfmuskulatur keinen Zweifel über die Identität des hier noch unfertigen Vorderdarmes mit dem späteren Pharynx. Interessant ist, dass die Reste des resorbirten alten Darmes nicht den Körper des Theilthieres, sobald es sich losgelöst hat verlassen (Fig. 9), sondern in ihm bleiben und dort allmählich verschwinden. Auf Fig. 10 sieht man noch letzte Reste des ehemaligen Darmes.

Noch bevor die Regeneration des Kopfes so weit vollendet ist, dass das Theilthier sich ablöst, hat auch die Neubildung der mittleren Darmabschnitte große Fortschritte gemacht. Sie erfolgt lediglich durch Vermehrung und Umbildung der Darmzellen. Auf diese Weise entstehen die zwei Abschnitte des Magendarmes und später der Ösophagus. In seinen Einzelheiten habe ich jedoch den Vorgang nicht verfolgt.

Die Neubildung des Afters erfolgt auf die denkbar einfachste Weise. Es verwächst die Darmwand mit dem Körperepithel, ohne dass dieses sich einsenkte (Fig. 7 und 8). Bereits v. Bock erkannte die rein entodermale Natur des Enddarmes. Jedoch unterließ er es in der Darstellung des Vorgangs darauf hinzuweisen, dass der Enddarm sich anfänglich völlig abschließt (Fig. 5). In diesem Zustand verwächst er mit dem Ektoderm. Erst wenn der in der Kette dahinter folgende Wurm sich losgelöst hat, das Afterende also frei geworden ist, öffnet sich der Enddarm, indem seine Zellen am After aus einander weichen.

Ich glaube, dass sich später weder hier noch am Munde eine irgendwie wesentliche Einsenkung des Ektoderms bildet, doch kann eine solche, d. h. ein späteres allmähliches Hineinwachsen des Ektoderms, aus denselben Gründen wie bei der Neubildung des Vorderdarmes (p. 117), nicht von vorn herein für ausgeschlossen gehalten werden.

* * *

Anhangsweise möchte ich eine andere, ebenfalls auf die Vorgänge bei der natürlichen Theilung der Limicolen bezügliche Arbeit besprechen. 1899 erschien eine Untersuchung von Galloway[1] über die ungeschlechtliche Vermehrung bei *Dero vaga*, in der dieser Autor betreffs der Neubildung des Vorderdarmes zu wesentlich anderen Ergebnissen gelangt, als ich bei *Chaetogaster*, wiewohl *Dero* verwandtschaftlich *Chaetogaster* doch sehr nahe steht, und man daher eine mehr oder minder weitgehende Übereinstimmung hätte vermuthen sollen. Um durch Einfügung der in der That oft recht abweichenden Vorgänge meine durch den Vortrag zweier verschiedener Ansichten schon erschwerte Darstellung nicht noch mehr zu verwirren, bringe ich die Befunde GALLOWAY's und den Vergleich derselben mit meinen, so weit ein solcher sich überhaupt stellen lässt, erst als Anhang.

---

[1] Observations on non-sexual reproduction in *Dero vaga*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XXXV. 1899.

Übereinstimmend bei unsern Untersuchungen ist der Befund, dass der Vorderdarm vom Darme aus, also vom Entoderm, sich neu bildet. Auch die paarige Anlage, die ja durch das Bauchmark stets bedingt ist, findet sich bei *Dero* (Textfig. XIII). Während jedoch bei *Chaetogaster* der ganze Pharynx entodermaler Natur ist (die Annahme zweier geringer Ektodermeinstülpungen seitens v. BOCK hat sich als irrthümlich erwiesen), finden sich bei *Dero* zwei tiefe Ektodermeinstülpungen. Die paarigen Pharynxschenkel legen sich, während sie bei *Chaetogaster* bis zur Epidermis gehen, bei *Dero* nur als zwei Vorwölbungen des Darmes an, denen die tiefen Ektodermeinstülpungen entgegenwachsen (auf der Textfig. bis *ek*). Bei *Chaetogaster* liegt ferner der alte, der Resorption verfallene Darm über dem neuen Pharynx, bei *Dero* wird er völlig von ihm umwachsen, liegt also in ihm. Zu bemerken ist, dass die Vereinigung von Entoderm und dem sich einfaltenden Ektoderm erst nach der Trennung der Theilthiere stattfindet.

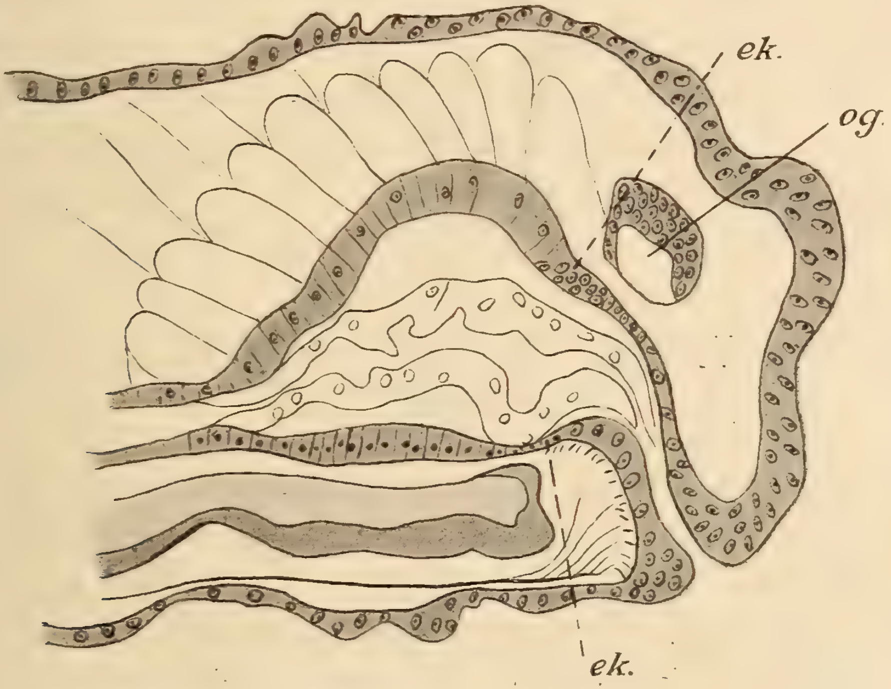


Fig. XIII.

Im Analsegment erreicht der Darm zur Bildung des Afters das Ektoderm erst durch einen wimpernden Auswuchs, eine so einfache Verlöthung zwischen Darm und Körperepitel wie bei *Chaetogaster* scheint hier nicht stattzufinden. Ich erlaube mir nicht, über diese auffallenden Differenzen in der Neubildung des vorderen und hinteren Darmabschnitts ein Urtheil abzugeben, da die Unterschiede hierfür thatsächlich zu weitgehende sind.

Zur Bildung des Gehirns wandern Zellen vom Ektoderm durch den dorsalen Längsmuskel. Die Kommissuren bilden sich von je einer Stelle aus, die zwischen Dorsal- und Seitenmuskel liegt. Von hier wachsen sie nun nach oben zum oberen Schlundganglion, und unten zum Bauchmark. Da die Einwanderung des Ektoderms durch den dorsalen Längsmuskel, nicht wie bei *Chaetogaster* durch die Muskellücke erfolgt, so ist es begreiflich, dass die Kommissuren außerhalb einer Anzahl von Muskelfasern liegen. Dasselbe findet sich am Ventralmuskel, durch den ebenfalls Ektoderm einwandert.

Die beigegebene Textfig. XIII ist eine Kopie aus GALLOWAY's Arbeit.

Marburg, im Juli 1901.

Nachschrift über Versuche, die künstliche Theilung von Chaetogaster betreffend.

Es sei mir gestattet, im Anschluss an die vorstehend mitgetheilten Untersuchungen ein Wort über die Veranlassung hinzuzufügen, aus welchem dieselben unternommen wurden. In Verfolgung der durch v. WAGNER, RIEVEL, HAASE und andere Autoren vorgenommenen Versuche über die künstliche Theilung verschiedener Oligochäten sollten bei ein und derselben Art die Vorgänge der natürlichen und künstlichen Theilung, speciell die Neubildung des Darmkanals und Nervensystems verglichen werden. Leider stellten sich dem aber Schwierigkeiten entgegen, die nicht nur dadurch bedingt waren, dass Herr H. WETZEL sich einem anderen Beruf zuwandte und dadurch zu einem rascheren Abschluss seiner Arbeiten genöthigt war, sondern die auch im Objekt selbst lagen.

Die im November und December von Herrn WETZEL an *Chaetogaster* angestellten künstlichen Theilungsversuche litten darunter, dass der Wurm sich zu dieser Zeit in einer Periode der natürlichen Theilung befindet und auch bei solchen Würmern, die anscheinend eine Regenerationszone nicht enthielten, doch an den künstlich getheilten

Stücken bald ein weiterer Zerfall eintritt, der eine Kontrolle der Stücke so gut wie unmöglich macht. Die betreffenden Versuche sind im letztvergangenen Spätjahre von Herrn cand. MAX ABEL wieder aufgenommen worden, doch gelangte er trotz aller darauf verwandten Sorgfalt zu dem gleichen Ergebnis, obwohl er vorher durch Versuche an ähnlichen Objekten, über die er selbst berichten wird, eine große Fertigkeit in der betreffenden Methodik erlangt hatte.

Die um diese Zeit zu erlangenden *Chaetogaster* sind an und für sich recht klein und die größten von ihnen (etwa 4—5 mm) wiesen stets mehrere Knospungszonen auf, sind also für die Zwecke der künstlichen Theilung ungeeignet. Aber auch die kleineren 2 und 3 mm langen Würmer zeigen entweder schon Knospungszonen, oder zerfallen doch nach der vorgenommenen künstlichen Theilung von selbst. Jedenfalls aber lebten die operirten Thiere sowohl nach WETZEL's wie ABEL's Erfahrungen nur wenige Tage. Gelang es ausnahmsweise, sie länger am Leben zu erhalten, so trat doch bald eine natürliche Theilung der operirten Stücke ein, womit wieder der Zweck des Versuchs illusorisch wurde, da es unmöglich war, festzustellen, ob es sich um ein durch die künstliche oder natürliche Theilung zu Stande gekommenes Regenerat handelte.

Die Stücke, welche Herr WETZEL trotz aller dieser Schwierigkeiten ziehen konnte und die vor Allem auf das Verhalten des Darmkanals untersucht werden sollten, zeigten offenbar keine normalen Verhältnisse und ließen keine sicheren Schlüsse zu.

Leider ergaben auch die im Frühjahr an größeren *Chaetogaster* wieder aufgenommenen und durch einige Monate von Herrn WETZEL fortgeführten Versuche keine besseren Resultate, obwohl jetzt mit Würmern ohne Knospungszonen experimentirt werden konnte. Die operirten Thiere gingen aus mir nicht ersichtlichen Gründen immer nach wenigen Tagen zu Grunde. Ich halte es trotz dieser vorläufigen Misserfolge für nicht unwahrscheinlich, dass sich die Versuche auch an *Chaetogaster* ausführen lassen. Zunächst war jedenfalls der beabsichtigte Vergleich zwischen der Organbildung bei der künstlichen und natürlichen Theilung nicht möglich, doch wird er sich an diesem oder einem anderen Objekt gewiss noch durchführen lassen. Die vorstehende Arbeit musste sich also mit einer Darstellung der Vorgänge bei der natürlichen Theilung begnügen und da sie für diese das bisher Bekannte ergänzt bezw. besser begründet, dürfte sie nicht ganz unwillkommen sein.

Marburg, im Januar 1902. E. KORSCHELT.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

a, After;
bm, Bauchmark;
c, Kommissur;
d, Darm;
de, (abgestoßenes) Darmepithel;
dg, dorsales Blutgefäß;
dp, Dissepiment;
dz (dz_1—dz_7), Durchschnürungszone;
ek, Ektoderm;
en, Entoderm;
gk, Ganglienknoten;
lm, Lateralmuskel;
md, Mitteldarm;
oe, Ösophagus;
og, oberes Schlundganglion;
oml, obere Muskellücke;
ph, Pharynx;
phl, Pharynxlumen;
rm, radiäre Kopfmuskeln;
uml, untere Muskellücke;
vd, ventrale Darmwand;
vg, ventrales Blutgefäß;
vm, Ventralmuskel.

Tafel VI und VII.

Alle Tafelfiguren sind mit Zeiss, Immers. 1/12, Oc. 2 gezeichnet.

Figg. 1—6 u. 9—10 sagittale Längsschnitte durch Knospungszonen in Stadien von der ersten Anlage des Pharynx an bis zur völligen Neubildung des Mundes.

Fig. 1. In der ventralen Darmwand erkennt man einen Zellkomplex, der sich gegen die übrigen Zellen, besonders gegen das ganz blasse Epithel durch intensive Färbung auszeichnet; es ist die erste Anlage des neuen Pharynx. Das Epithel hat sich erst ganz wenig eingeschnürt, eben so der Darm; dieser durch die Wirkung des Dissepiments; Rumpf- und Kopfzone sind schwach, aber doch schon deutlich geschieden.

Fig. 2. Der Zellkomplex (neue Pharynxanlage) ist aus der ventralen Darmwand hervorgewachsen, und hat fast das Bauchmark erreicht. Auf diesem Stadium der Mundneubildung sehen wir die Regeneration des Centralnervensystems im Princip beendet, indem sich das obere Schlundganglion bereits angelegt hat. Da Fig. 1 einen nicht völlig lothrechten Schnitt zeigt, so ist ventral nur der Ganglionknoten des Bauchmarks seitlich von diesem, dorsal die Kommissur angeschnitten. Ein oberes Schlundganglion war, wie mich die folgenden Schnitte belehrten, auf diesem Stadium noch nicht angelegt.

Fig. 3. Der Zellkomplex (Pharynxanlage) ist aufs Bauchmark gestoßen, auch ins Darmlumen hinein drängt er, indem er das Darmepithel (*de*) vor sich herschob, das nun abstarb.

Figg. 4—6. Alle drei Schnitte aus einem Wurm. Figg. 4 und 6 seitlich, Fig. 5 median. Rechts und links vom Bauchmark hat die Pharynxanlage das Epithel erreicht, hat sich also gegabelt. Auch auf dem Medianschnitte ist das Bauchmark offenbar unter der Einwirkung des Dissepiments (*dp*) oblitterirt, so dass auch hier dem Weitervorwachsen und der schließlichen Vereinigung des jungen Pharynx mit dem Epithel in der Medianlinie nichts mehr im Wege steht. Die Epidermiseinschnürung ist besonders ventral weit vorgeschritten. Rumpfzone und Kopfzone völlig geschieden. In ersterer hat sich der Darm (wo später sich der After bilden soll) abgeschlossen. Abgestorbenes Darmepithel und todte

Zellen erfüllen die Zwischenräume der Gewebe. In der Pharynxanlage ist ein Lumen aufgetreten!

Figg. 7 u. 8. Sagittalschnitte durch das Afterende eines Theilthieres. Der Darm hat sich völlig geschlossen; so verwächst er mit der Epidermis, und öffnet sich erst sekundär wieder.

Fig. 9. Kopfzone. Sie hat sich von der Rumpfzone losgerissen, d. h. die beiden Theilthiere haben sich getrennt. Die Verbindung zwischen der dorsalen Wand der Pharynxanlage, einerseits mit der Epidermis, andererseits mit der dorsalen Darmwand, fehlt noch. Den Verschluss gegen außen bilden abgestorbene Zellen. Auf

Fig. 10 ist die Verbindung nach beiden Richtungen hergestellt. Anlage der radiären Kopfmuskulatur! Letzte Reste abgestorbenen Darmepithels sind noch zu erkennen (*de*).

Figg. 11—16. Querschnitte durch die Kopfzone.

Fig. 11 entspricht Fig. 1 etwa. Der neue Pharynx erscheint als Verdickung der Darmwand, durch dunklere Färbung sogleich auffallend. Schon auf diesem Stadium haben sich die Kommissuren im faserigen Oberschlundganglion dorsal vereinigt.

Fig. 12 entspricht ungefähr Fig. 2. Die Verdickung der Darmwand (Pharynxanlage) ist größer geworden und aufs Bauchmark hin gewachsen. Das ventrale Blutgefäß wurde aus seiner Lage zur Seite gedrängt.

Fig. 13 entspricht ungefähr Fig. 3. Die Pharynxanlage hat das Bauchmark erreicht, und beginnt sich zu gabeln, um seitlich von ihm in paariger Anlage das Ektoderm zu erreichen.

Fig. 14 entspricht etwa dem Stadium auf Figg. 4—6, doch ist die Schnittrichtung schräg von dorsal hinten nach ventral vorn. Nur so erklärt sich die Dreistrahligkeit des Lumens auf diesem Schnitt. Die Pharynxanlage hat in zwei Schenkeln das Ektoderm erreicht. Dieses zeigt keinerlei Einstülpung. Im Pharynx ist ein spaltförmiges (eng zusammengepresstes) Lumen zu bemerken. Der alte Darm ist stark zerfallen. Betreffs der Einknickung des äußeren Kontours der Epidermis (links unten auf dieser Figur) siehe die Erklärung im Text

Figg. 15 u. 16. Querschnitte durch Darm- und Pharynxanlage; auf Fig. 15 steht das Pharynxlumen noch senkrecht, auf Fig. 16 zieht ein Spalt vom Darmlumen in den Pharynx hinein.

Über die oberflächlichen Nervenkerne im Marke der Vögel und Reptilien.

Von

A. Kölliker.

Mit Tafel VIII—XII.

Wie man weiß, habe ich im December 1901 in einer Mittheilung an die K. Akademie der Wissenschaften in Wien über einen Nervenkern im Rückenmarke der Vögel einen kurzen Bericht erstattet, diesen Kern als noch gänzlich unbekannt bezeichnet und denselben nach meinem Präparator P. Hofmann, durch welchen zuerst meine Aufmerksamkeit auf denselben gelenkt wurde, den Hofmannschen Kern genannt. Meine damalige Annahme, dass diese Bildungen, von denen ich nachwies, dass dieselben paarig in der ganzen Länge des Rückenmarks und in metamerer Anordnung vorkommen, ganz unbekannt seien, gründete sich auf die Thatsache, dass keines der neuesten Werke über vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte, keine Arbeit über das Nervensystem diese Kerne erwähnte, und wies ich damals schon nach, dass ein in der neurologischen Litteratur sehr bewanderter Forscher, v. Lenhossék, obschon er der Entdeckung der Hofmann'schen Kerne nahe war, doch keine Ahnung davon hatte, dass diese Bildungen bereits in früheren Zeiten Erwähnung gefunden hatten.

Etwa anderthalb Monate später gelangte ich dann selbst mehr zufällig zur Kenntnis, dass wenigstens ein Forscher, Prof. Gaskell in Cambridge, bereits in den Jahren 1885 und 1888 gewisse Wahrnehmungen über meine Hofmann'schen Kerne gemacht hatte und ermangelte nicht, davon sofort in dem Anatomischen Anzeiger meinen Fachgenossen Kenntnis zu geben. Bevor jedoch diese Ergänzung meiner ersten Mittheilung ausgegeben wurde, ergab eine weitere Umschau, dass außer Gaskell in den Jahren 1887 und 1888 noch zwei andere Forscher, nämlich HANS GADOW in Cambridge und P. LACHI in Genua ebenfalls über die HOFMANN'schen Kerne einige Angaben gemacht hatten. Über das Genauere dieser älteren Mittheilungen wird in einem historischen Abschnitte am Schlusse dieser Abhandlung genauer berichtet werden, und möchte ich hier nur noch hervorheben, warum ich trotz dieser älteren Beobachtungen an dem von mir den fraglichen Kernen gegebenen Namen HOFMANN'sche Kerne glaube festhalten zu dürfen. Keiner der älteren Autoren hat eine vollständige Kenntnis des Vorkommens der fraglichen Gebilde in der ganzen Länge des Rückenmarkes gehabt und gewusst, dass dieselben bei einem und demselben Geschöpfe in zwei Gestalten auftreten, als Großkerne im Lumbosacralmark, und als Kleinkerne im Dorsal- und Halsmark und im Endmark. GASKELL kennt die HOFMANN'schen Kerne beim Alligator nur am Halsmark, und beim Hühnchen nur in der Gegend des Sinus rhomboidalis, LACHI erwähnt seine Lobi accessorii s. laterales, wie er die HOFMANN'schen Kerne heißt, nur an der Lumbosacralgegend beim Huhne und kennt eben so wenig wie GADOW die Kleinkerne. Endlich giebt Keiner, auch LACHI und GADOW nicht, eine genaue Beschreibung der Zellen der HOFMANN-schen Kerne und des Verhaltens ihrer Fortsätze, und GASKELL erwähnt überhaupt nichts über den feineren Bau dieser Gebilde. — Somit glaube ich immer noch sagen zu dürfen, dass ich der Erste bin, der die wesentlichsten, hier in Frage kommenden Verhältnisse gefunden und beschrieben hat und halte mich daher für berechtigt, den Namen HOFMANN'sche Kerne, den ich den oberflächlichen Nervenkernen im Marke der Vögel gab, beibehalten zu dürfen. Wollen Andere einen Namen der älteren Beobachter vorziehen, so hätte GASKELL als Erster, aus dem Jahre 1885, das meiste Anrecht, dagegen kann der Name Lobi laterales von LACHI nicht gewählt werden, weil er nicht für die Kleinkerne passt, eher der von GADOW »der peripheren Zellgruppe«, oder, wie ich diese Bildungen auch benannte, der der oberflächlichen Nervenkerne.

I. Mark des zehntägigen Hühnchens.

Nach diesen Vorbemerkungen wende ich mich nun zur Beschreibung der HOFMANN'schen Kerne in dem Marke eines zehntägigen Hühnerembryo und bemerke in erster Linie, dass derselbe in ZENKER fixirt und mit Hämatoxylin und Eosin gefärbt war. Nach dem Einbetten in Paraffin wurde derselbe mit Ausnahme des Kopfes und des größten Theiles des Halses von P. HOFMANN in 1321 Schnitte von

10 μ Dicke zerlegt, die mit wenigen Ausnahmen ganz untadelig und gut gefärbt sich ergaben.

Bevor ich zur Schilderung der einzelnen Schnitte mich wende, bemerke ich in erster Linie über die Elemente der HOFMANN'schen Kerne, dass, abgesehen von der etwas geringeren Größe, ihr ganzes Verhalten mit demjenigen der motorischen Nervenzellen der Ventralhörner des Markes übereinstimmt. Namentlich waren dieselben, wie die letzteren, durch einen homogen aussehenden röthlichen Protoplasmaleib und sehr deutliche kreisrunde Kerne mit scharf gezeichneten dunklen Nucleolis leicht als etwas Besonderes zu erkennen. Hierzu kam dann noch, dass sehr viele der beiderlei Zellen einen, zwei und selbst drei Fortsätze zeigten, oder wenigstens eine kegelförmige Gestalt besaßen in der Art, dass der Kern in dem dickeren Theile des Zellleibes ganz excentrisch seine Lage hatte. Einen ganz gleichen homogenen Protoplasmaleib besaßen auch die Zellen der Spinalganglien, wogegen die Elemente der Ganglien des Sympathicus fast nur wie eine gedrängte Anhäufung von Kernen mit ganz unscheinbaren Protoplasmaleibern erschienen.

Eine genaue Durchmusterung meiner Serie ergab mit aller Bestimmtheit, dass die HOFMANN'schen Kerne eine segmentale oder metamere Anordnung zeigen, indem dieselben ohne Ausnahme zwischen zwei Wirbeln an bestimmten Stellen fehlen. Um die Längen der einzelnen Kerne zu bestimmen, wurden an der ganzen erwähnten Serie die Zahlen der Schnitte bestimmt, die HOFMANN'sche Kerne enthielten und eben so diejenigen, in welchen sie fehlten, und da ergab sich dann, die Dicke der einzelnen Schnitte zu 10 μ gerechnet, die Länge der Segmente mit HOFMANN'schen Kernen im Mittel zu 0,18 mm, diejenigen der Intervalle auf 0,22 mm.

Die Gesammtzahl der HOFMANN'schen Kerne war an dem Stück der Wirbelsäule, das mir vorlag, 28 auf jeder Seite, und entsprachen denselben auch 28 Rückenmarksnerven mit ihren Ganglien. Den drittletzten HOFMANN'schen Kern stellt die Fig. 6 von dem Schnitte 1199 dar, und das letzte 28. Ganglion meiner Serie mit dem letzten HOFMANN'schen Kerne die Fig. 5. Da das Huhn ohne den Pygostyl oder Vomer 40—41 Wirbel besitzt und 42 Spinalnerven, so geht hieraus hervor, dass der erste HOFMANN'sche Kern meiner Serie die Nummer 12 (40—28), und das erste Nervenpaar die Zahl 14 (42—28) tragen muss. Meine Serie würde dem zufolge mit dem ersten cervico-dorsalen Wirbel und dem 15. Nerven beginnen, was Alles nicht mit voller Bestimmtheit als richtig, sondern nur annähernd als den

Thatsachen entsprechend zu bezeichnen ist, da ja die Zahl der Wirbel beim Huhne keine konstante ist.

Ich wende mich nun zu einer genaueren Beschreibung der Hofmann'schen Kerne des zehntägigen Embryo und verweise in dieser Beziehung vor Allem auf die Figg. 1, 2, 3, 4 und 6, die diese Gebilde in verschiedenen Graden der Entwicklung zeigen. Da, wo dieselben am unentwickeltsten oder vielleicht besser gesagt, am kleinsten und unansehnlichsten sind, bestehen dieselben aus einer einzigen Reihe ganz oberflächlich am Rande der weißen Substanz gelegener Nervenzellen, deren Zahl in maximo 10 beträgt (Figg. 4 und 6). Weiter verdoppelt sich nach und nach die Zellenlage, bis dieselbe zuletzt aus zwei Zellenreihen besteht; doch geht diese Änderung mit einer gewissen Gesetzmäßigkeit vor sich, so dass Anfangs, der Mitte einer einfachen Reihe anliegend, zwei bis drei Elemente auftreten, die häufig spindelförmige Gestalt besitzen und tangential gestellt erscheinen. Auch das Stadium der Doppelreihen erhält sich nicht lang, vielmehr beginnen solche Kerne in ihrer Mitte oder häufig auch an ihrer mehr dorsalen Seite sich zu verdicken und drei Zellen breit zu werden (Fig. 2), worauf dann endlich das Maximum der Entwicklung eintritt, das die Figg. 1 und 3 darstellen, in welchen die Hofmann'schen Kerne elliptische oder halbkreisförmig geformte dicke Anschwellungen darstellen, die dann auch nach außen über das Niveau des Markes mehr oder weniger vorspringen. Solche mächtige Bildungen zeigte meine Serie in den Schnitten 600—950, die den unteren Lenden- und den oberen Sacralnerven entsprechen, wogegen die Hofmann'schen Kerne in der Gegend der letzten Marknerven wieder in den einfachen Zustand ihrer Anfänge am oberen Brustmark übergingen (Figg. 5 und 6). In den letzten Gegenden des Markes, die keine Nerven mehr entsenden, fehlen auch die Hofmann'schen Kerne ganz und gar.

Weitere Einzelnheiten über die Hofmann'schen Kerne dieses Embryo sind folgende. Dieselben liegen ganz oberflächlich im Marke nach außen von den longitudinalen Nervenfasern der weißen Substanz der ventralen und der angrenzenden Theile der Seitenstränge, die in diesem Stadium nichts als feinste Achsencylinder darstellen, und grenzen unmittelbar an die Anlage der Pia und Dura, die um diese Zeit an der Ventralseite des Markes noch nicht von einander unterscheidbar sind. Beachtung verdient, dass in der Gegend der Hofmann-schen Kerne die Anlagen der Markhäute konstant eine Verdickung (*Ld*) zeigen, die, wie spätere Stadien lehren, nichts Anderes ist als die erste Spur des Ligamentum denticulatum. Sind die Schnitte an Präparaten des Markes vom fünften bis zehnten Tage nicht ganz untadelig erhalten, so ist es oft unmöglich, namentlich unentwickeltere Formen der Hofmann'schen Kerne von der betreffenden Anschwellung zu unterscheiden, und ist das wohl mit ein Grund, warum die betreffenden Kerne bisher unbeachtet geblieben sind. Ein Punkt verdient mit Hinsicht auf den Bau der Hofmann'schen Kerne noch Berücksichtigung. In manchen Fällen, in denen das Mark von den Anlagen seiner Häute sich etwas zurückgezogen hat, bemerkt man in der Gegend der Hofmann'schen Kerne feinste blasse radiär verlaufende Fäserchen, die von den betreffenden Kernen aus an die Häute gehen. Ob diese Fäserchen, die auch an anderen Stellen in ähnlicher Weise auftreten können, radiären Ependymfasern angehören, oder Ausläufer der Zellen der Hofmann'schen Kerne sind, ist schwer zu entscheiden, doch habe ich Fälle gesehen, die mit Wahrscheinlichkeit für die letzte Deutung sprachen.

Weiter verdient noch Folgendes erwähnt zu werden.

Es finden sich nicht selten in der Nähe der Hofmann'schen Kerne und da, wo solche im Vergehen begriffen sind, an der Stelle derselben oder mehr ventralwärts in der Höhe des Ligamentum denticulatum oder selbst in der Fasermasse des Vorderstranges drin etwas größere Nervenzellen von Kugel- oder Spindelform, die im Wesentlichen mit den Elementen der Ursprungskerne der motorischen Wurzeln übereinstimmen (Figg. 3 und 4). Für eine solche Deutung spricht auch, dass solche Zellen besonders auch an der Austrittsstelle der motorischen Wurzeln sich zeigen und bei erwachsenen Hühnern an dieser Stelle sehr häufig und groß zu finden sind, in Gegenden, wo keine Hofmann'schen Kerne vorkommen, ähnlich den bei Säugethieren als Varietät in der weißen Substanz zu beobachtenden Nervenzellen.

Es erübrigt nun noch etwas über den Bau des Rückenmarks des 10tägigen Hühnerembryo zu sagen. Das Auffallendste ist die Art und Weise, wie der sogenannte Sinus rhomboidalis des erwachsenen Geschöpfes sich entwickelt, den ich als Sulcus sive Sinus dorsalis bezeichne. Anfänglich sind die Dorsalstränge der weißen Substanz nur durch ein dünnes Septum getrennt, dessen Abstammung von den Ependymfasern der dorsalen Medianebene nicht zweifelhaft ist. Je mehr man nun der Lendengegend sich nähert, um so mehr nimmt das Gliagewebe in der besagten Gegend zu (Fig. 4 und 6), bildet nach und nach eine breite Platte zwischen den dorsalen Strängen und schwillt endlich zu einer besonderen kegelförmigen Lage an, deren

Breite in maximo 0,32 mm beträgt und welche die Dorsalstränge weit aus einander hält (Fig. 2). Diese Platte ist offenbar der Vorläufer des eigenthümlichen Gliagewebes, das die spätere sogenannte Rautengrube erfüllt (Fig. 8 von dem 15 tägigen Embryo), doch besteht dieselbe in diesem Stadium nur aus einer Ansammlung von kleinen zelligen Elementen.

Abgesehen von diesen enthält das Mark in diesem Stadium nur wenig zellige Gliaelemente und stellen in der grauen Substanz die Nervenzellen bei Weitem den Hauptbestandtheil, ja selbst stellenweise die einzig vorkommenden Theile dar, während in der weißen Substanz neben einer Menge von Gefäßanlagen fast überall auch Gliazellen zu finden sind.

Noch ist zu erwähnen, dass die Zellen der motorischen Seite immer einen größeren oder kleineren lateralen Hauptherd mit großen Zellen bilden, den ventralen lateralen Kern, der bis zu 0,35 mm Breite und 0,114 mm Höhe erreichen kann (Fig. 1, 2, 3). An der medialen Seite dieses motorischen Hauptkernes findet sich ein wenig scharf umschriebener kleinerer Kern mit kleineren Elementen, der ventrale mediale Kern, der bis an den Centralkanal reicht. Einzelne größere Zellen finden sich auch seitlich vom Canalis centralis und an der Basis der Hinterhörner, ferner verdient Beachtung, dass die Commissura ventralis oft sehr deutlich ist.

Als möglicher Weise pathologischen Befund verzeichne ich, dass das Mark in seinem hintersten Ende einen doppelten Centralkanal besaß. Eine eben solche Verdoppelung fand ich auch an einem Hühnerembryo von $4^1/_2$ Tagen an einem alten Präparate unserer Sammlung.

Die folgende Tabelle enthält eine Reihe von Zahlen, die auf den 10 tägigen Hühnerembryo Bezug haben.

Nummer des Präparates	Nummer der Schnitte	Rückenmark		Canalis centralis	Breite der Glia dorsalis	HOFMANN'sche Kerne	
		Breite	Höhe			Höhe	Breite
1	11—15	1,14	0,76	0,098 : 0,083	—	0,114—0,125	0,014
2	20—22	1,14	0,76	0,098 : 0,083	—	0,152—0,171	0,022
30	397	0,82	0,74	—	0,039	0,095	0,022
44	542 (Fig. 4)	0,99	0,75	—	0,072	—	—
53	611 (Fig. 1)	1,08	0,71	0,090	0,087	0,136	0,024
62	668	—	—	—	—	0,163	0,041
63	689	1,33	0,88	—	0,106	0,182	0,048
77	823	1,36	1,07	—	0,28	—	—
78	831	1,36	0,79	—	0,324	0,118	0,059
82	865	1,26	0,74	—	0,209	0,114	0,053
86	917 (Fig. 2)	1,02	0,71	—	0,129	0,145	0,154
87	922 (Fig. 3)	0,95	0,66	—	—	0,118	0,048
88	1047	0,84	0,54	—	0,114	0,12	0,019
98	1084	0,66	0,64	—	0,076	0,114	0,030
102	1199 (Fig. 5)	0,35	0,45	—	0,027	Einfache Zellenreihe	
103	1224 (Fig. 6)	0,31	0,40	—	—	»	»
104	1252	0,24	0,28	—	—	»	»

II. Hofmann'sche Kerne eines 15 Tage alten Hühnerembryo.

Von diesem Hühnerembryo war schon gleich nach dem ersten Auffinden der Hofmann'schen Kerne beim 10tägigen Hühnchen ein kleiner Theil des Markes geschnitten worden, der sehr gute Resultate ergab. Und da es sich in hohem Grade wünschenswerth zeigte, eine vollständige Serie des ganzen Markes zur Verfügung zu haben, so legte Hofmann nach und nach, während Präparate von erwachsenen Vögeln gemacht wurden, auch von diesem Embryo eine Serie an, die ich nun ihrer Schönheit und Bedeutung halber in zweiter Linie schildere.

Die Behandlung des Objektes war wie bei dem 10tägigen Embryo. Erhärtung in Zenker, Entkalkung, Einbetten in Paraffin und Färbung mit Eosin und Hämatoxylin. Die Serie ist von hinten nach vorn numerirt und besteht 1) aus 621 Schnitten von 10 μ Dicke, 2) aus weiteren 802 Schnitten von 15 μ Dicke und 3) aus 7 Halswirbeln mit dem Marke in einer longitudinal und frontal geschnittenen Serie. Somit aus im Ganzen 1423 Querschnitten des größten Theiles des Markes und der Annexa. Wie schön die Präparate sind, geht aus den naturgetreuen Figuren 8, 18 und 19 deutlich hervor.

Bei der speciellen Beschreibung dieser Serie glaube ich etwas anders verfahren zu dürfen, als bei dem 10tägigen Embryo und zwar vor Allem aus dem Grunde, weil bei diesem Embryo schon die merkwürdigen großen, frei vorstehenden Hofmann'schen Kerne sich vorfinden, die das Mark der erwachsenen Taube und des Huhnes charakterisiren, von denen ich bereits in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie vom 5. Dec. 1901 eine kurze Schilderung und im anatomischen Anzeiger 1902 Taf. I auch eine Abbildung gegeben habe. Im Vergleiche mit diesen Hofmann'schen Kernen, die ich Großkerne nennen will, erscheinen die andern nicht über die Ebene des Markes vortretenden Kerne, die Kleinkerne oder Randkerne heißen sollen, von geringerer Bedeutung (Fig. 18).

Von diesen Erwägungen ausgehend erwähne ich nun einfach, dass in den hintersten Schnitten 1—600 nur Hofmann'sche Klein- oder Randkerne sich fanden, die in nichts Wesentlichem von den entsprechenden Kernen des 10tägigen Embryo sich unterschieden. Erst in den Schnitten 604—617 traten die Hofmann'schen Kerne allmählich immer mehr über die Ebene des Markes hervor und ergaben sich als rundliche Vorsprünge von 0,054—0,064 mm mit ungefähr 10—12 größeren Zellen in jedem Schnitte. Und in den Schnitten 650—661 erschien dann ein echter Großkern neben dem Marke und dorsalwärts vom Ligamentum denticulatum gelegen von 0,148 mm Höhe und 0,102 mm Breite, der dicht beisammen gedrängt 20—30 multipolare Zellen enthielt, wie sie die Fig. 8 von einer höheren Stelle zeigt. Wesentlich in derselben Weise ergaben sich nun die Hofmann'schen Großkerne in sieben, mit Unterbrechungen auf einander folgenden Markabschnitten, wie am besten aus folgender kleiner Tabelle hervorgeht, in welcher alle Großkerne aufgezählt, zugleich aber auch die weiter nach dem Kopfe zu vorkommenden kleinen oder Randkerne aufgenommen sind.

Schnitt	604— 617,	Großkern,	somit	in	14 Schnitten.	Durchmesser des Großkernes 0,054—0,064 mm.
»	618— 649,	Nicht da,	»	»	32 Schnitten.	
»	650— 661,	Großkern,	»	»	12 Schnitten.	Durchmesser des Großkernes 0,148 mm hoch; 0,102 mm breit.
»	662— 688,	0	»	»	27 Schnitten.	
»	689— 702,	Großkern,	»	»	14 Schnitten.	Durchmesser des Großkernes 0,172 mm hoch; 0,160 mm breit.
»	703— 725,	0	»	»	23 Schnitten.	
»	726— 739,	Großkern,	»	»	14 Schnitten.	Durchmesser des Großkernes 0,216 mm hoch; 0,170 mm breit.
»	740— 764,	0	»	»	25 Schnitten.	
»	765— 780,	Großkern,	»	»	16 Schnitten.	Durchmesser des Großkernes 0,234 mm hoch; 0,144 mm breit.
»	781— 804,	0	»	»	24 Schnitten.	
»	805— 836,	Großkern,	»	»	32 Schnitten.	Durchmesser des Großkernes 0,210 mm hoch; 0,160 mm breit.
»	837— 867,	0	»	»	30 Schnitten.	
»	868— 887,	Großkern,	»	»	29 Schnitten.	
»	888— 915,	0	»	»	28 Schnitten.	
»	916— 931,	Großkern,	»	»	16 Schnitten.	
»	932— 975,	0	»	»	44 Schnitten.	
»	976— 987,	Großkern,	»	»	12 Schnitten.	Durchmesser des Großkernes 0,144 mm hoch; 0,108 mm breit.
»	988—1039,	0	»	»	52 Schnitten.	
»	1040—1055,	Kleinkern,	»	»	7 Schnitten.	Durchmesser des Kleinkernes 0,162 mm hoch; 0,037 mm breit (dick).
»	1056—1111,	0	»	»	56 Schnitten.	
»	1112—1143,	Kleinkern,	»	»	32 Schnitten.	
»	1144—1199,	0	»	»	56 Schnitten.	
»	1200—1227,	Kleinkern,	»	»	28 Schnitten.	
»	1228—1291,	0	»	»	64 Schnitten.	
»	1292—1323,	Kleinkern,	»	»	22 Schnitten.	
»	1324—1387,	0	»	»	64 Schnitten.	
»	1388—1423,	Kleinkern,	»	»	36 Schnitten.	Durchmesser des Kleinkernes 0,135 mm hoch; 0,037 mm breit (dick).

Ziehen wir nun das Resultat aus dieser Tabelle, so ergiebt sich für die Großkerne eine mittlere Länge von 16,6 Schnitten, und für die Zwischenräume zwischen denselben eine solche von 29,2 Schnitten. Berechnet man bei der Annahme der Dicke der Schnitte von 15 μ die Längen der Großkerne in mm, so ergeben sich 0,249 mm für jeden derselben und für die Zwischenräume die Zahl von 0,425 mm. Und für die Kleinkerne und ihre Intervalle stellen sich die Mittelzahlen der Schnitte auf 27 und 58 oder in Millimetern auf 0,40 mm und 0,87 mm.

Weiter habe ich dann über die Größe der Großkerne Folgendes zu berichten. Dieselben nehmen, wie die Tabelle lehrt, von unten nach oben zu, sowohl in der Breite, als in der Höhe, so dass der fünfte Großkern der bedeutendste ist. Dann nehmen dieselben wieder so ab, dass der letzte derselben, der neunte, in der Größe mit dem zweiten übereinstimmt. Mit der Größe nimmt auch die Zahl der Nervenzellen, die sie enthalten, zu, die in den einzelnen Querschnitten auf 30 und 35 ansteigen kann und wohl nie in einem Schnitte unter 20 geht. Über die Beschaffenheit dieser Zellen wird später ausführlicher gehandelt werden.

Die Kleinkerne zeigen alle wesentlich dieselbe Größe. Ihre Lage weicht in so fern von derjenigen der Großkerne ab, als die letzteren stets dorsalwärts von der Insertion des Lig. denticulatum ihre Lage haben, die ersteren dagegen ausnahmslos gerade da sitzen, wo das gezahnte Band mit der Pia sich verbindet, mit anderen Worten da, wo die Pia ihren verdickten Längsstreifen zeigt, mit welchem die Zacken der Dura sich verbinden. Alle Beachtung verdient auch, dass ähnlich gelagerte Randzellen auch in vielen Gegenden vorkommen, wo Großkerne liegen (Fig. 8 auf der rechten Seite), doch habe ich bis jetzt noch nicht ermittelt, ob diesen Elementen eine größere Regelmäßigkeit und Bedeutung zuzuschreiben ist. Die Lage der Hofmann'schen Großkerne und Kleinkerne zum Mark selbst ist in der Art verschieden, als die letzteren ungefähr der Mitte der Seitenstränge entsprechen, die Großkerne dagegen mehr ventral nahe der ventralen Ecke des Rückenmarks ihre Lage haben.

Kleinkerne kamen an meiner Serie oberhalb der Lumbo-Sacralgegend nur fünf Paare vor, doch ist nicht zu vergessen, dass die obersten Halswirbel mit dem Halsmark zu einer frontalen Längsserie verwendet worden waren. Dieselbe umfasste jedenfalls sieben Halswirbel, von denen ich nur so viel sagen kann, dass die obersten zwei oder drei Halswirbel nicht unter denselben sich befanden.

An diesen frontalen Längsschnitten (Fig. 18 und 19) bot sich nun die erwünschte Gelegenheit dar, die Längen der HOFMANN'schen Klein- oder Randkerne direkt zu messen. Die Fig. 18 zeigt auf der rechten Seite jedenfalls drei Randkerne *HKl*, von denen jedoch nur der unterste in seiner ganzen Länge sichtbar zu sein scheint. Der zweitunterste dieser Seite ist jedenfalls nicht nach seiner ganzen Länge in den Schnitt gefallen und dasselbe scheint auch von dem obersten zu gelten, obgleich derselbe stärker vorspringt. Zwischen diesem Kerne und dem zweituntersten steckt zwischen den zwei mittleren Wirbelbogen noch ein vierter Kleinkern, der mit der Pia vom Marke sich abgesondert hatte und desshalb nicht mit Sicherheit zu deuten war. Auf der linken Seite der Figur waren dagegen zwei Randkerne ungemein deutlich, von denen der untere dem zweitunteren Randkerne der anderen Seite in der Höhe entsprach und sich als dessen Genosse ergab.

An diesem Objekte und an anderen derselben Serie bestimmte ich die Länge der HOFMANN'schen Kleinkerne auf 0,54—0,64 mm und die Zwischenräume derselben auf 1,28 mm. Die Dicke dieser Kerne war 0,038 mm und ergab sich ihr Bau recht deutlich an den frontalen Längsschnitten (Fig. 19), indem ihre Nervenzellen denselben Charakter trugen, wie beim 10tägigen Embryo und, abgesehen von der Größe, mit denen der Kerne der motorischen Wurzelfasern übereinstimmten. Im Diameter dorso-ventralis ergaben sich an Querschnitten die Kleinkerne von 0,135—0,162 mm Größe. Noch verdient Beachtung, dass, wie die Fig. 19 lehrt, von dem HOFMANN'schen Kleinkerne keine Spur von querverlaufenden Nervenfasern ausgeht und der angrenzende Theil des Ventralstranges (*Fv*) zwischen dem Kleinkerne und den Ursprungszellen der motorischen Wurzeln (*MK*), von denen viele getroffen sind, nur feinste longitudinal verlaufende Achsencylinder zeigt, zwischen denen zahlreiche Gliazellen sich finden. In der Nähe der motorischen Zellen dagegen und gegen das Ependym des Canalis centralis zu (*Cc*) sind bei starken Vergrößerungen feinste Querfasern, Theile der Commissura ventralis und der Wurzelfasern zu sehen.

III. Hofmann'sche Kerne bei erwachsenen Vögeln.

Nachdem die ventralen oberflächlichen Kerne bei 10tägigen Hühnerembryonen nachgewiesen waren, musste mir natürlich vor Allem daran liegen, diese Verhältnisse auch bei erwachsenen Vögeln zu untersuchen, und da ergab sich dann bald das überraschende

Resultat, dass diese Nervenkerne in gewissen Gegenden des Rückenmarks eine ganz kolossale Entwicklung und eine auffallende Lagerung zeigen. Zur Prüfung dieser Angelegenheit wurden vorläufig nur Bruchstücke von Serien verschiedener Gegenden des Markes des Huhnes und der Taube angelegt und bemerke ich in erster Linie, dass hierbei die entkalkten Wirbelsäulen sammt dem Marke geschnitten wurden, welches Verfahren allein die Möglichkeit bietet, die zarten Hofmann'schen Kerne der erwachsenen Thiere in toto und tadellos zu gewinnen. Das Gesammtverfahren war das schon früher geschilderte und mache ich namentlich aufmerksam auf die Schönheit, mit welcher die Nervenzellen nach Fixirung der Theile in Zenker bei richtiger Anwendung von Eosin und Hämatoxylin sich darstellen.

Im weiteren Verfolgen des Vorkommens der Hofmann'schen Kerne bei erwachsenen Vögeln gelangte dann Hofmann dazu, größere Serien auch beim Huhne und bei der Taube anzufertigen und obschon ich noch nicht in der Lage bin, über eine ganz vollkommene Serie des Gesammtrückenmarkes zu verfügen, so erachte ich doch mein Material vorläufig für genügend. Ferner wurden auch Serien frontaler Längsschnitte, namentlich der Lumbrosacralgegend angelegt, die als nothwendige Ergänzungen der Querschnitte sich ergaben. Ich schildere nun in erster Linie die gröberen Verhältnisse beim Huhne und bei der Taube an der Hand einer Reihe von Abbildungen.

A. Mark des Huhnes.

Vom Huhne standen mir zur Verfügung mehrere Serien von Querschnitten, nach denen die nachfolgenden Präparate gezeichnet wurden, die ich nun in erster Linie bespreche.

Fig. 13 war das erste Präparat, das mir zu Gesicht kam, und wird wohl jeder Kundige das Erstaunen begreifen, als ich die kolossalen Kerne an den beiden ventralen Ecken des Rückenmarks zum ersten Male erblickte. Diese Hofmann'schen Großkerne (*HGr*), wie ich sie später nannte, liegen an der Dorsalseite des Ligamentum denticulatum (*Lig.d*), welches von der Dura meninx (*D*) zur Pia (*P*) geht, und zeigen bei starker Vergrößerung das in Fig. 7 dargestellte Bild, indem dieselben innerhalb eines eigenthümlichen Gliagewebes eine gewisse Zahl schöner, meist multipolarer Nervenzellen zeigen. Von dem feineren Baue dieser Hofmann'schen Großkerne wird später im Besonderen die Rede sein und bemerke ich hier nur noch, dass dieselben an ihren freien Flächen von der Pia rings herum genau umschlossen werden, an ihrer dem Marke zugewendeten Seite dagegen unmittelbar aus der weißen Substanz des Markes hervorgehen und mit ihren Zellen eine Strecke weit in dieselbe sich fortsetzen.

Abgesehen hiervon zeigt das Mark in seinem Ventralhorne eine mächtige Ansammlung großer Nervenzellen, die zum Theil als Ursprungszellen der motorischen Nervenwurzeln aufzufassen sind (*MK*). Andere Zellen liegen mehr gegen die Mitte und die Commissura ventralis (*Cv*) zu, die auffallend entwickelt ist, noch andere an der Basis der Hinter- oder Dorsalhörner. Was aber dem Marke ein besonderes Gepräge giebt, ist das Vorkommen einer großen Furche zwischen den Dorsalsträngen, des Sulcus dorsalis oder des Sinus rhomboidalis der Autoren, welche Furche tief ins Innere dringt, bis an die Commissura ventralis, in ihrem tiefsten Theile den Canalis centralis enthält und von einem besonderen Gewebe erfüllt ist, das ich die dorsale Gliawucherung oder den Gliawulst nenne. Dieser Wulst ist von der Pia überzogen, welche jedoch hier, wahrscheinlich in Folge einer Schrumpfung desselben, eigenthümliche Falten bildet.

Ein anderes weniger auffallendes Bild stellt aus einer höheren Gegend des Lumbosacraltheiles des Markes die Fig. 15 dar. Die Hofmann'schen Großkerne (*HGr*) verhalten sich hier wie in der Fig. 13 nach Lagerung, Größe und feinerem Baue, dagegen ist der Sulcus dorsalis ganz schmal geworden und tritt das Gliagewebe, das ihn erfüllt, nicht als Wulst hervor. Der Canalis centralis liegt mehr in der Mitte des Markes, der Sulcus ventralis ist wenig entwickelt und die Ventralstränge berühren sich in größerer Ausdehnung, durch ein schmales Septum getrennt.

Diesen beiden Bildern mit Hofmann'schen Großkernen reihe ich nun noch zwei mit Kleinkernen an. Das eine Bild Fig. 9 stellt einen solchen Kern bei 185maliger Vergrößerung dar als eine ganz oberflächlich gelegene Anhäufung oder Platte mit zahlreichen kleineren und größeren Zellen, die in zwei, drei und vier Lagen neben einander gerade da sitzen, wo das hier breite resp. hohe Ligamentum denticulatum (*Lig.d*) an das Mark sich anlegt, d. h. mit der Pia (*P*) verschmilzt. Die andere Fig. 10 zeigt bei geringer Vergrößerung die beiden Hofmann'schen Kleinkerne mit dem Ligamentum denticulatum in ihrer Lage zum Gesammtmarke, welches hier schon einen mehr allgemein typischen Bau besitzt, wie er dem Dorsalmarke zukommt. Centrale Lage des Canalis centralis. Gute Entwicklung der weißen Stränge. Verschluss des Sulcus dorsalis durch die Dorsalstränge mit schmalem Septum dorsale. Spärliche Nervenzellen in den Laminae griseae dorsales. Centrale Zellen zu beiden Seiten des Centralkanals, Andeutungen Clarke'scher Säulen, geringe Entwicklung der Commissura anterior s. ventralis.

B. Mark der Taube.

Von der Taube lege ich zuerst die Fig. 28 vor, welche vom oberen Theile des Lumbosacralmarkes stammt und das Mark in situ im Wirbelkanale darstellt, der auf der linken Seite das Foramen intervertebrale zeigt, durch welches die Radix motoria (*Rm*) eines Spinalnerven heraustritt, um mit dem Ganglion spinale und der sensiblen Wurzel (*Gsp*, *Rs*) zum Spinalnervenstamme (*N.sp*) sich zu verbinden. Das Rückenmark ist ganz gut erhalten, dagegen ist die Umgebung desselben weniger gut. Doch ist auf der rechten Seite das Lig. denticulatum (*Lig.d*) an seiner Abgangsstelle von der Dura meninx (*D*) und an seiner Insertionsstelle an die Meninx vasculosa oder Pia (*P*) sehr deutlich. Dagegen fehlen in dem weiten das Mark umgebenden Raume die an anderen Schnitten deutlichen weiten Venen und ist auch die Pia nur an gewissen Stellen zu sehen. Am Marke fallen vor Allem die zwei Hofmann'schen Großkerne auf, die eben so gelagert sind, wie beim Hühnchen, im Übrigen ist dasselbe bei der geringen Vergrößerung von 19/1 in seinen Einzelnheiten wenig deutlich.

Ein schöneres Bild giebt die Fig. 16 aus der Gegend der Lendenanschwellung etwas weiter oben als Fig. 28. An diesem Schnitte sind trotz der geringen Vergrößerung von 42/1 die Zellen der grauen Substanz überall sehr deutlich, vor Allem die Elemente der Vorderhörner, die sehr mächtig erscheinen und mit einzelnen großen Zellen bis an die Ventralseite des Markes gelangen (*Mz*) in die Nähe der Austrittsstelle der motorischen Wurzeln (*Rm*), wie dies an der linken Seite zu sehen ist. Aber auch die centrale graue Substanz in der Nähe des Centralkanals und in gleicher Weise die hinteren Hörner (*Lgrd*) enthalten sehr zahlreiche kleinere Nervenzellen. Von dem Sulcus dorsalis ist noch keine Spur zu sehen und sind die Hinterstränge (*Fd*) nur durch ein ganz schmales Septum dorsale (*Sd*) von einander geschieden. Ventral von demselben findet sich eine deutliche Commissura dorsalis und an der ventralen Seite des Centralkanals eine gut entwickelte Commissura ventralis. Besonders aber fällt die mächtige Entwicklung der Hofmann'schen Großkerne auf, die hier mit einer Stelle des Markes zusammenhängen, die durch ihr helles Aussehen und ihre Armuth an Nervenfasern mit dem Gliagewebe der Großkerne übereinstimmt. In diesem hellen Gewebe finden sich hier einige größere Nervenzellen, die durch ihre Spindelform zum Theil mehr an die motorischen Zellen des Vorderhorns erinnern. Das Ligamentum denticulatum setzt sich an diesem Schnitte wie durch einen Fortsatz mit der ventralen Ecke des Markes in Verbindung.

Weiter gebe ich ein Bild der Hofmann'schen Großkerne der Taube aus einem Schnitte, der unweit von dem in der Fig. 28 dargestellten seine Lage hat (Fig. 11 *B*) und fast in Allem mit dem entsprechenden des Huhnes in Fig. 2 des Anatomischen Anzeigers Nr. 3 Bd. XXI übereinkommt. Am meisten fällt das abweichende Aussehen des Gliagewebes in die Augen und die minder scharfe Abgrenzung des Großkernes gegen das Rückenmark.

Die Fig. 14 und 12 endlich stellen bei der Taube den sogenannten Sinus rhomboidalis bei 20maliger Vergrößerung dar. In beiden, namentlich aber in Fig. 12, besteht das Mark wie aus zwei Hälften, die einzig und allein durch die Commissura ventralis s. anterior (*Cv*) mit einander in Verbindung stehen. Dies kommt zu Stande durch die mächtige Entwicklung des Sulcus dorsalis (*Sulc.d*) zwischen den Hintersträngen und der centralen grauen Substanz und die Entwicklung der besonderen gallertigen Glia dorsalis zwischen diesen beiden Theilen. Denkt man sich diese Gliawucherung weg, so entsteht der Sinus rhomboidalis der früheren Anatomen, der bis auf die Commissura ventralis herabgeht und in seinem tiefsten Theile den Canalis centralis mit seinem Ependym enthält. Übrigens ziehen sich an der Ventralseite dieser Commissur auch die Fasciculi ventrales vom Septum ventrale (Fig. 16 *Sv*) zurück und wird auch der Sulcus ventralis immer breiter und weniger tief.

In beiden diesen Stadien, die recht eigentlich das obere Sacralmark charakterisiren, finden sich vollkommen gut entwickelte Hofmann'sche Großkerne, wie immer von der Meninx vasculosa bedeckt und an der Insertionsstelle des Ligamentum denticulatum gelegen, das in der Fig. 12 in etwas eigenthümlicher Weise mit der Pia der Ventralseite sich verbindet.

In ganz überzeugender Weise endlich stellt die Fig. 25 in einem Frontalschnitte alle Großkerne der Lumbosacralgegend der Taube dar, deren Zahl 10 auf jeder Seite ist, von denen der zweite bis siebente der Gegend des Sinus entsprechen, der erste oberhalb desselben und der achte bis zehnte unterhalb desselben ihre Lage haben. Geringe Vergrößerung 6:1.

Verfolgen wir nach diesen übersichtlichen Darlegungen die gröberen Verhältnisse weiter, so stellt sich sowohl beim Huhne als bei der Taube das Gesetz heraus, dass auch beim erwachsenen Thiere die Hofmann'schen Kerne eine segmentale Anordnung zeigen. Doch bin ich hier nicht in der Lage die betreffenden Nachweise an langen Strecken des Markes zu geben, wie bei Embryonen, da es bisher nicht möglich war eine Totalserie eines Markes anzulegen. Immerhin genügt mein Material zum Beweise der Hauptthatsache. Dasselbe besteht beim Huhne einmal aus einer Serie von 1286 Schnitten vom Sacral- und Lendenmark, die in drei Abschnitten geschnitten wurde. In dieser Serie treten nur große Hofmann'sche Kerne mit freier Lagerung auf und ergeben sich für die einzelnen Kerne folgende Zahlen:

Zahl der Schnitte von oben nach unten	Hofmann'sche Großkerne	Zahl der Schnitte von oben nach unten	Hofmann'sche Großkerne
150	0	65	5. Großkern
39	1. Großkern	63	0
118	0	57	6. Großkern
61	2. Großkern	75	0
80	0	69	7. Großkern
82	3. Großkern	65	0
84	0	40	8. Großkern
61	4. Großkern	112	0
63	0		

Von diesen Großkernen fallen der dritte und vierte in die Gegend des mächtigen Sulcus dorsalis. Beim fünften Großkerne beginnt die Commissura dorsalis sich zu bilden, und ist dieselbe beim sechsten schon ganz gut entwickelt, wie in der Fig. 15.

Der Tabelle zufolge ergiebt sich für die Großkerne ein Mittel von 59,2 Schnitten und jeder Schnitt zu 0,015 mm angenommen, eine mittlere Länge derselben von 0,88 mm. Für die Intervalle zwischen den Großkernen ergiebt eine ähnliche Berechnung die Zahl 1,35 mm.

Außerdem standen mir vom Huhne noch zwei Serien vom Hals- und Brusttheile zur Verfügung, die eine von 498, die andere mit 554 Schnitten, an welchen Serien das Vorkommen der Kleinkerne bestimmt und auch an diesen das metamere Vorkommen nachgewiesen wurde.

Von der Taube hatte ich eine Serie von 697 Schnitten von

0,015 mm Dicke, welche am Sinus rhomboidalis begann, abwärts verlief und nur HOFMANN'sche Großkerne enthielt. Die gefundenen Zahlen sind folgende:

Nummern der Schnitte	Zahl der Schnitte	Großkerne
1—12	12	0
13—81	69	1. Großkern
82—159	78	0
160—213	54	2. Großkern
214—271	58	0
272—325	64	3. Großkern
326—411	76	0
412—467	56	4. Großkern
468—547	80	0
548—593	46	5. Großkern
594—676	63	0
677—697	21	6. Großkern

Sehen wir vom letzten Großkerne ab, der nicht in seiner ganzen Länge geschnitten war, so ergiebt sich für die anderen fünf Großkerne ein Mittel von 58 Schnitten und jeder Schnitt zu 15 μ berechnet, eine mittlere Länge von 0,87 mm, welche Größe genau dieselbe ist, wie die beim Huhne gefundene. Für die Intervalle der Großkerne ergab sich eine mittlere Größe von 1,06 mm.

Bei der Taube standen mir auch frontale Längsschnitte der Lumbosacralgegend zur Verfügung, die sehr vollkommene Darstellungen der HOFMANN'schen Großkerne lieferten. Zwei hinter einander liegende Serien, die zusammen ein Stück Rückenmark von 26,0 mm Länge umfassten, ergaben die Anwesenheit von zehn Paaren von Großkernen, die von vorn nach hinten gezählt folgende Größenverhältnisse darboten, bei denen auch die Längen der Zwischenräume zwischen den Kernen angegeben sind.

Nummern der Großkerne	Länge ders.	Breite ders.
Erster oberster Großkern .	0,45 mm	—
Erstes Intervall.	1,8 mm	—
Zweiter Großkern	0,63 mm	—
Zweites Intervall.	1,56 mm	—
Dritter Großkern	0,79 mm	—
Drittes Intervall	1,18 mm	—
Vierter Großkern	0,81 mm	—

Nummern der Großkerne	Länge ders.	Breite ders.
Viertes Intervall	1,20 mm	—
Fünfter Großkern	0,84 mm	—
Fünftes Intervall	1,44 mm	—
Sechster Großkern	0,79 mm	0,36 mm
Sechstes Intervall	?	
Siebenter Großkern	0,81 mm	0,36 mm
Siebentes Intervall	1,29 mm	—
Achter Großkern	0,81 mm	0,27 mm
Achtes Intervall	1,05 mm	—
Neunter Großkern	0,75 mm	—
Neuntes Intervall	1,65 mm	—
Zehnter unterster Großkern	0,56 mm	—

Diese Tabelle lehrt, dass die mittleren Großkerne die am meisten entwickelten sind, die oberen und unteren dagegen durch abnehmende Größe sich auszeichnen. Und zwar entsprechen der zweite bis siebente Großkern dem Sinus rhomboidalis. Ferner lehren meine Serien die genaue Zahl der Großkerne bei der Taube kennen, während beim Huhne nur neun solche sich finden. Endlich sind die Bestimmungen der Länge der Großkerne und ihrer Intervalle hier sicher genau, was von den Messungen an den Querschnittserien nicht in demselben Maße gilt.

Auch bei der Taube standen mir Serien der oberen Abschnitte des Markes zur Verfügung, in denen keine Großkerne mehr, nur Kleinkerne sich fanden, und überzeugte ich mich auch hier von der segmentalen Anordnung derselben. Dagegen glaubte ich hier wie beim Huhne die mühevolle Zählung der Schnitte mit Hofmann'schen Kernen und ohne solche unterlassen zu dürfen.

C. Mark eines älteren Embryo der Wachtel.

In neuester Zeit ist auch eine Serie von 498 Schnitten des Markes aus der Lumbosacralgegend einer Wachtel dazu gekommen, über welche ich, ohne eine Abbildung zu geben, noch kurz berichte. Diese Serie zeigte nur Großkerne und zwar im Ganzen sieben solche, wie folgende Tabelle lehrt:

Schnitt	1— 19	19	Schnitte	kein Hofmann'scher Kern
»	20— 57	**38**	»	Großkern
»	58— 96	39	»	0
»	97—120	**24**	»	Großkern

Schnitt	121—146	26	Schnitte	0
»	147—188	**42**	»	Großkern
»	189—216	28	»	0
»	217—248	**32**	»	Großkern
»	249—276	28	»	0
»	277—329	**53**	»	Großkern
»	330—340	11	»	0
»	341—376	**36**	»	Großkern
»	377—388	12	»	0
»	389—408	**20**	»	Großkern.

In dieser Serie fällt die größte Entwicklung des Sinus rhomboidalis s. Sulcus dorsalis auf die Schnitte 200—300 und misst hier das Mark 1,99 mm in der Breite, 1,07 in der größten Höhe. Der Sulcus dorsalis ist an seinem Eingange bis zu 1,46 mm breit und die ihn erfüllende Gliamasse 1,28 hoch. Der Sulcus ventralis misst 0,19 mm und die Commissura ventralis cruciata ist nur 0,085 dick. Der HOFMANN'sche Kern besitzt hier eine Höhe von 0,20 mm und in der Breite 0,083 mm. Seine Zellen, deren Zahl bis 20 und mehr beträgt, messen 11—26 μ und die des motorischen Kernes im Vorderhorn 20—48 μ.

In den Schnitten 100—200 ist der Sulcus dorsalis schon bedeutend enger als weiter oben und in denen von 1—100 kann nur von einem Septum dorsale gesprochen werden. Eben so wird in den Schnitten über 300 der gewöhnliche Zustand wieder hergestellt und in den Schnitten 340 bildet sich wieder eine Commissura dorsalis. In dieser Gegend ist der HOFMANN'sche Großkern sehr zellenreich mit 30—35 solchen Elementen in einem Schnitte und von 0,15 mm Breite auf 0,17 mm Höhe.

Höhere Theile des Markes kamen noch nicht zur Prüfung, doch ist nicht zu bezweifeln, dass auch hier, eben so wie unter dem Schnitte 1 HOFMANN'sche Kleinkerne erscheinen würden.

Schon an den Großkernen findet sich häufig ventral an dieselben sich anschließend in der Gegend des Ansatzes des Ligamentum denticulatum eine Reihe von Zellen von derselben Beschaffenheit, wie die des Großkernes, die gewissermaßen schon einen Kleinkern darstellen; diese Zellen fehlen dann übrigens da, wo die Großkerne aufhören, auch. Dagegen beobachtet man überall an der ventralen Seite des Markes in der Gegend der Austrittsstelle der motorischen Wurzeln einzelne oberflächlich gelagerte große Zellen von der Beschaffenheit derjenigen des motorischen Kernes im Vorderhorn, wie solche auch schon vom Huhne und der Taube erwähnt wurden.

Noch muss ich eines Umstandes gedenken, der mir bei der Wachtel auffällt und der ist, dass die Hofmann'schen Großkerne hier länger sind im Verhältnisse zu ihren Intervallen als beim Huhne und der Taube. Bei der Wachtel ist das Mittel der Länge der sieben Großkerne 35 Schnitte, was, jeden Schnitt zu 10 μ angenommen 0,35 μ für den Großkern ausmacht, während die Intervalle 22,5 Schnitte oder 0,225 μ betragen: Beim Huhne machten dieselben Zahlen 0,89 mm und 1,48 mm aus, bei der Taube 0,87 mm und 1,06 mm. Somit sind die Großkerne bei dem Embryo der Wachtel relativ größer d. h. länger als bei den zwei anderen untersuchten Vögeln.

Nachdem hiermit der Nachweis des segmentalen Auftretens der Hofmann'schen Kerne gegeben ist, wende ich mich zur genauen Beschreibung dieser Kerne im Marke der erwachsenen Vögel, bei welcher in erster Linie die von mir sogenannten Großkerne besprochen werden sollen unter Berücksichtigung der Verhältnisse des Markes überhaupt an den einzelnen Schnitten.

Gehen wir von dem feinsten Baue der Großkerne aus, wie die Fig. 11 *A* vom Huhne und die Fig. 11 *B* hier und Fig. 2 im Anatomischen Anzeiger Nr. 3, Bd. XXI von der Taube denselben wiedergeben, so ist in erster Linie zu bemerken, dass an jedem Großkerne ein ganz freier größerer Abschnitt und ein kleinerer unmerklich und ohne scharfe Grenze in das Rückenmark übergehender Theil zu unterscheiden ist. Der erstere besteht, abgesehen von einer Umhüllung von der Pia, aus einem eigenthümlichen Gliagewebe, das die Hauptmasse des Ganzen ausmacht, mit Blutgefäßen und aus schönen großen Nervenzellen. Das Gliagewebe sieht beim Huhne oft täuschend dem Gliagewebe ähnlich, das die große dorsale Spalte des Sacralmarkes erfüllt und erscheint wie ein Netzwerk von gröberen und feineren Balken, mit vielen kleinen runden und länglich runden Kernen, das annähernd gleich große runde Maschen bildet oder runde Lücken begrenzt, die im Leben zweifellos einen hellen Saft enthalten. Stellenweise ziehen wie gröbere Balken durch das Netzwerk, welche z. Th. Gefäße oder Nervenfortsätze enthalten, z. Th. aber auch einfach stärkere Maschen des Ganzen zu sein scheinen. In diesem Schwammgewebe nun, das bei der Taube viel unregelmäßiger und auch feiner ist als beim Huhne, aber auch beim Huhne nicht immer das geschilderte großblasige Aussehen zeigt, liegen nun, deutlich von einander gesondert, wenn auch nicht in regelmäßigen Abständen, eine ansehnliche Zahl von Nervenzellen, deren Menge je nach der Größe der betreffenden Hofmann'schen Großkerne 10, 12—16—25—30 auf Einem Schnitte beträgt. Diese Zellen besitzen alle Charaktere der Nervenzellen der grauen Marksubstanz und stimmen, abgesehen von der Größe, in ihrer Gestalt so ziemlich mit den Zellen der motorischen großen Kerne des Rückenmarkes überein, indem dieselben entschieden multipolar sind. Die Fortsätze, die dieselben entsenden, lassen sich jedoch häufig nicht weit verfolgen und ist es in vielen Fällen unmöglich Dendriten und Axonen zu unterscheiden.

Ich habe jedoch eine Stelle gefunden, in welcher dies relativ leicht gelingt und das ist die Gegend des Sinus rhomboidalis, in welcher die Hofmann'schen Kerne ihre bedeutendste Größe erreichen. Hier ziehen an allen Schnitten eine größere oder geringere Zahl von Axonen einander parallel oder leicht konvergirend auf die ventrale, laterale Ecke des Markes zu in die Gegend, an welche die Zacken des Ligamentum denticulatum sich ansetzen, und von diesen Axonen lässt sich fast in jedem Schnitte der eine oder andere bis zu seinem Ursprunge aus einer Zelle verfolgen. Siehe die Fig. 2 von der Taube im Anatomischen Anzeiger 1902 Nr. 3. Auf dieselbe Gegend zu verläuft auch ein Theil der motorischen Wurzelfasern, während die Mehrzahl derselben weiter medianwärts in bogenförmigen Zügen den Vorderstrang durchsetzt und zu Wurzelbündeln zusammentritt, die in der Richtung auf die ventrale laterale Ecke des Markes zu verlaufen, in welcher auch die Axonen der Zellen der Großkerne auftreten.

Was nun den Ursprung der Axonen dieser Zellen betrifft, so geht derselbe meist so vor sich, dass das Protoplasma der Zellen sich an der betreffenden Stelle der Zelle wie in einen breiten Fortsatz auszieht, der dann nach einem kürzeren oder längeren Verlaufe sich verschmälert und in einen schmalen Achsencylinder ausläuft, an dem nichts auf eine Umhüllung mit Mark hinweist. Es ist dies um so auffallender, als an meinen Präparaten die motorischen Wurzelfasern schon innerhalb des Vorderstranges eine deutliche Markscheide besitzen, genau von derselben Beschaffenheit wie die Fasern der großen ventralen Kreuzungskommissur eine solche zeigen. Wenn diese meine Beobachtungen sich bestätigen, so würde aus denselben der wichtige Schluss sich ableiten lassen, dass die Zellen der Großkerne feineren Nervenfasern den Ursprung geben, als die großen multipolaren Zellen der Vorderhörner des Rückenmarkes selbst.

In Betreff der Zellen der Hofmann'schen Kerne ist nun noch etwas zu bemerken. In manchen Fällen findet sich an denselben wie eine besondere Umhüllungsmembran deutlich von dem Zellprotoplasma geschieden, eine Hülle, die häufig wie körnig aussieht, andere Male mehr hautartig erscheint (Fig. 11 *B*). In den Kleinkernen ist eine solche Sonderung der Zellen in zwei Bestandtheile viel häufiger als in den Großkernen zu sehen, und ist in dieser Beziehung vor Allem auf die Fig. 9 zu verweisen, die an den meisten Zellen eine besondere Umhüllung zeigt, jedoch ohne den besonderen Charakter derselben wiederzugeben, der dagegen in der Fig. 11 *B* bei stärkerer Vergrößerung getroffen ist. In den Fällen, in denen der Abgang von stärkeren Fortsätzen von den Zellen sichtbar ist, geht die scheinbare besondere Umhüllung auch auf diese über, um sich dann bald zu verlieren. Mit Bezug auf die Deutung dieser scheinbaren Zellenumhüllungen kann man nicht vorsichtig genug sein, da ja hinreichend bekannt ist, dass die Protoplasmakörper der Nervenzellen sehr leicht schrumpfen und Zwischenräume zwischen denselben und ihren Umhüllungen sich bilden, wie z. B. in allen Ganglien, aber auch in der grauen Substanz des centralen Nervensystems. Auf der anderen Seite kann man aber auch an das von Golgi entdeckte »rivestimento reticolare« der Nervenzellen, die von Bethe sogenannten »Golgi-Netze« denken (Archiv für mikr. Anat. Bd. LX. p. 513). Doch waren meine Präparate nicht der Art, dass dieselben eine sichere Deutung erlaubt hätten. Immerhin will ich noch Folgendes anführen, was vielleicht späteren Beobachtern als Fingerzeig dienen kann: An einigen wenigen Golgi-Präparaten von erwachsenen Hühnern, an denen nur einzelne Zellen unvollständig gefärbt waren, fand sich um die Zellen herum eine sehr deutliche Verästelung feinster Fäserchen, die ganz den Eindruck circumcellulärer Endverästelungen machten, doch wollte es mir bisher nicht gelingen, Zellen nachzuweisen, von denen diese Fäserchen hätten abgeleitet werden können. Ein zweiter Punkt, den ich betonen möchte, ist der, dass bei der Taube, deren Zellen überhaupt durch ihre Schönheit und die Deutlichkeit ihrer Fortsätze sich auszeichnen, an Längsschnitten der Großkerne (Fig. 11 *B*) in der Nähe der Zellen an vielen Orten ungemein zarte Fasernetze oder Maschenwerke zu erkennen waren, die in etwas an die Bethe'schen Füllnetze erinnerten, zum Theil auch an die Achsencylinder-Endfüße von Held. Auch beim Huhne fanden sich solche Netze, die die Fig. 7 in zarten Andeutungen, und die Fig. 11 *A* bei 460maliger Vergrößerung deutlicher zeigt.

Mit Bezug auf den Bau der Nervenzellen ist noch zu erwähnen, dass das Protoplasma derselben bei allen größeren im Marke selbst an meinen Präparaten eine Unmasse von NISSL-Körnern zeigte, von welchen die Elemente der HOFMANN'schen Kerne auch häufig deutliche Anzeichen in einer feinen Körnelung erkennen ließen (Fig. 11*B*).

Die Größe der Zellen der HOFMANN'schen Kerne beträgt im Mittel 10—16—27 μ, während diejenige der motorischen Kerne der Vorderhörner des Markes 20, 30—45 μ erreicht. Beachtung verdient, dass sehr häufig in der Nähe der HOFMANN'schen Kerne einige (1—3) große Zellen von der Beschaffenheit derer der motorischen Rückenmarkskerne sich finden, die, wie die Fig. 16 zeigt, auch an den Austrittsstellen der motorischen Wurzeln vorkommen können. Diese »Großzellen«, wie ich sie heiße, liegen zum Theil noch untermengt mit »Kleinzellen« der HOFMANN'schen Kerne in der Gegend, wo diese an das Mark grenzen, die immer durch reichlicheres Gliagewebe und zugleich durch das Auftreten einer gewissen Menge markhaltiger, longitudinal verlaufender Nervenfasern charakterisirt ist, zum Theil finden sich dieselben weiter entfernt von der ventralen Ecke des Markes oberflächlich im Ventralstrange mehr oder weniger nahe am Ursprungskerne der motorischen Wurzeln. An Längsschnitten erscheinen diese Großzellen beim Huhne, der Taube und der Wachtel in eigenthümlicher reihenförmiger Anordnung als in die Länge gezogene Spindeln im lateralsten Theile des Markes, einwärts von den HOFMANN'schen Kernen in einer solchen Anordnung, dass dieselben als etwas Besonderes sich geltend machen. Möglicherweise gehören diese Großzellen zu den Ursprungszellen der motorischen Wurzelfasern, von denen dieselben als bei der Entwicklung abgesprengte Elemente zu deuten sind.

Bisher war nur von den großen HOFMANN'schen Kernen die Rede, die allerdings so auffallende Bildungen sind, dass die sogenannten Kleinkerne neben denselben ganz unscheinbar vorkommen. Und doch bürgt die große Konstanz und die Mächtigkeit derselben in ihrer Erscheinung, die am besten aus Längsschnitten, wie die Fig. 20 und 21 vom Halsmarke des 15tägigen Hühnchens solche wiedergeben, hervorgeht, dafür, dass auch diese Zellennester eine nicht geringe Bedeutung besitzen. Was dieselben am meisten charakterisirt ist einmal, dass ihre Elemente durchschnittlich kleiner sind als die der Großkerne, und auch nicht leicht als multipolar sich ergeben, und zweitens, dass dieselben ganz dicht stehen und keine nennenswerthe Menge von Gliagewebe zwischen sich enthalten. Von Achsencylindern ist mir an diesen Kleinkernen nicht viel zu Gesicht gekommen, doch hoffe ich, dass wenn es einmal gelingt, Golgi-Präparate von jungen Thieren anzulegen, in dieser Beziehung Manches sich klären wird. Noch betone ich wiederholt die Lage der Kleinkerne, die, wie Querschnitte des Markes über jeden Zweifel darthun, ganz konstant nur da sich finden, wo das Ligamentum denticulatum an der Pia sitzt, mit anderen Worten da, wo die Pia ihr Längsband oder ihre streifenartige Verdickung zeigt, an die von Stelle zu Stelle Zacken der Dura sich ansetzen. Da nun besagter Piastreifen eine wechselnde Lage besitzt, in der Sacrolumbargegend des Markes an der ventralen Ecke des Markes liegt, höher oben dagegen je länger, um so mehr den Seitentheilen des Markes sich anlegt, so folgt hieraus, dass die Kleinkerne des Markes am Halstheile und oberen Dorsalabschnitte, dem Seitenstrange des Markes anliegen, wie die Fig. 10 dies zeigt, und jede Beziehung zum Ventralstrange verlieren.

Ich füge hier nun noch Einiges über den Bau des Rückenmarkes der Vögel bei unter Bezugnahme auf die Figuren. Was erstens die Zellen anlangt, so ist die Zahl derselben in der grauen Substanz an guten Präparaten eine sehr große, und giebt es keinen Theil derselben, in welchem nicht zahlreiche solche Elemente vorkämen. Eine Unterscheidung von zwei besondern Zellengruppen, wie ich eine solche in meiner Gewebelehre 6. Aufl. II. p. 191 versuchte, halte ich nach meinen jetzigen Erfahrungen nicht mehr für ausreichend, indem mir namentlich Fig. 16 meiner neuen Präparate eine viel größere Zahl von Zellen ergiebt, als mir früher bekannt war. Jedenfalls werden schon von Ramón gesehene Strangzellen und Kommissurenzellen dazu zu kommen haben, bei denen auch noch Unterabtheilungen sich ergeben.

Von Nervenfasern sind besonders die ventrale Kreuzungskommissur bemerkenswerth, vor Allem aus dem mir früher nicht bekannten Grunde, weil dieselbe in der Gegend der sogenannten Rautengrube die einzige Verbindung beider Rückenmarkshälften darstellt, eine Thatsache, die sonst bei keinem höheren Wirbelthiere sich findet. Eine hintere Kommissur habe ich schon früher als schwächere Bildung erwähnt (l. c. p. 192). Im Übrigen sind jedenfalls Reflexcollateralen wie bei Säugern vorhanden, und wie Golgi-Präparate lehren, zahlreiche Collateralen von Strangfasern mit reichen Verästelungen in der grauen Substanz zwischen den Zellen derselben.

IV. Randkerne bei Reptilien.

Nachdem ich von dem Vorkommen von kleinen Hofmann'schen Kernen durch die Angaben von Gaskell bei einem Alligator Kenntnis erhalten, machte ich mich auch selbst an die Untersuchung des Markes von Reptilien und bin ich vorläufig im Stande über diese Bildungen im Marke von zwei Alligatoren, zwei Eidechsen und von *Anguis fragilis* zu berichten.

1. Alligator spec. A.

Selbstverständlich beginne ich mit dem Marke des von Gaskell untersuchten Alligators, von dem mir durch die Freundlichkeit desselben ein Objektträger mit sechs Schnitten des Halsmarkes zu beliebiger Verwerthung zukam. Den einen dieser Schnitte stellt die Fig. 23 bei 13maliger Vergrößerung dar und sieht man bei *Klk* auf beiden Seiten einen oberflächlich gelegenen Nervenkern in Form eines schmalen hellen Bandes, das an der ventralen Seite einer als Ligamentum denticulatum zu bezeichnenden Verdickung der Pia mater seinen Sitz hat. Die genaueren Verhältnisse dieses Hofmann'schen Kleinkernes, der an allen sechs Gaskell'schen Schnitten in genau derselben Weise vorhanden war, sind folgende (Fig. 24). Die Gesammtlänge oder Höhe des Kernes war 0,63 mm und seine Breite 0,087 mm. Derselbe bestand aus zwei bis drei Reihen von hellen, homogen aussehenden Zellen von einer Größe von 20—38 μ, die zum Theil kreisrund, zum Theil mehr in die Länge gestreckt waren und nirgends deutliche Ausläufer zeigten, auch nur selten einen Kern mit Nucleolus erkennen ließen. Zwischen diesen Elementen fand sich eine helle Zwischensubstanz mit spärlichen Querschnitten von Nervenfasern, die am deutlichsten in den an die weiße Substanz des Markes angrenzenden Theilen sich zeigten und sonst kaum wahrnehmbar waren. Das Mark selbst besaß in dieser Gegend deutlich vier graue Hörner und eine graue Kommissur mit einem kleinen Centralkanale. Mächtige weiße Stränge umschlossen das Innere, die ventral in der Tiefe der ventralen Spalte durch eine deutliche Commissura alba zusammenhingen, an der entgegengesetzten Seite dagegen durch ein Septum dorsale getrennt waren, das bis zur grauen Kommissur reichte. Die zelligen Elemente der grauen Substanz waren nicht besonders gut gefärbt und auch etwas geschrumpft, so dass eine genaue Beschreibung derselben besser umgangen wird.

Noch gebe ich einige Maße an:

Breite des Markes	5,40 mm
Höhe desselben	3,83 mm
Länge des Septum dorsale	1,53 mm
Tiefe der Fissura ventralis	1,85 mm

Dicke der Commissura grisea	0,17 mm
Centralkanal mit Epithel hoch	0,095 mm
Centralkanal mit Epithel breit	0,076 mm
Dicke des Längsbandes der Pia	0,13—0,14 mm
Höhe desselben.	0,90 mm.

2. Alligator spec. B.

Außer diesem Alligator habe ich noch von einem nicht bestimmten Alligator B unserer Sammlung von 25 cm Länge eine Serie von 288 Schnitten aus der Sacralgegend des Markes zur Verfügung gehabt, die ebenfalls Hofmann'sche Kleinkerne in segmentaler Anordnung zeigte. Diese Kerne erscheinen bei dieser Species in etwas anderer Form als bei dem Alligator von Gaskell, und zwar mehr als ovale Bildungen von 0,114—0,152 mm Höhe und 0,038—0,045 mm Dicke, die ganz genau in der Gegend lagen, in welcher die Pia ihren verdickten Längsstreifen, das Ligamentum denticulatum, zeigte, dessen Breite (Höhe) 0,19—0,20 mm, und dessen Dicke 0,019—0,022 mm betrug. Die Elemente der Randkerne waren von geringerer Größe, zum Theil multipolar, zum Theil spindelförmig, und im letzteren Falle meist mehr vertikal oder in einer Bogenlinie gestellt und den Randkern gegen das Innere abschließend. Übrigens enthielten die Randkerne auch in diesem Falle eine gewisse geringe Zahl von quergetroffenen Nervenfasern. Da meine Schnitte mitsammt den Wirbeln angelegt waren, so vermag ich auch über die Hüllen des Markes Einiges auszusagen.

Die Pia mater ist dick und stellenweise pigmentirt. Eine Arachnoidea ist an den hinteren Schnitten an der Ventralseite durch ein netzförmiges gallertiges Gewebe von der Pia geschieden, dorsalwärts dagegen derselben und der Dura dicht anliegend. Die letztere zeigt an der Dorsalseite zwei Blätter, und zwischen beiden eine mächtige unpaare Vena dorsalis. Andere kleinere Venen finden sich mehr seitlich zwischen dem Periost des Wirbelkanals und der Dura, umgeben von einem lockeren gallertigen Bindegewebe.

Meine Serie ging von unten nach oben und zeigte folgende Verhältnisse:

Zahl dei Schnitte	Hofmann'sche Kerne
8	vorhanden
64	0
72	vorhanden
52	0

Zahl der Schnitte	Hofmann'sche Kerne
80	vorhanden
12	0

Da jeder Schnitt eine Dicke von 10 μ besitzt, so ist die Länge der Randkerne leicht zu berechnen, doch ist die Zahl der Beobachtungen so gering, dass ich auf weitere Angaben verzichte, um so mehr, da es sich um ein junges Thier handelt.

3. Lacerta agilis.

Meine vollständigsten Untersuchungen stellte ich an einer jungen Eidechse von 3½″ Länge an, deren Mark in der Fig. 21 in 172maliger Vergrößerung dargestellt ist. Dieses Mark ist in der Mitte der Serie, die vom Sacralmarke stammt, 0,66 mm breit und 0,48 mm hoch, mit einem Sulcus ventralis von 0,12 mm Tiefe und einem Centralkanale von 20 μ, sammt dem Ependym von 57 μ. Die ganze graue Substanz, Vorderhörner, wie die Gegend zu beiden Seiten des Centralkanals und die Hinterhörner, wimmeln von Nervenzellen, von denen die größten von 30—38 μ Länge als Ursprungskern der motorischen Wurzeln im ventralen Theile des Vorderhorns zur Anschauung kommen.

Die Hofmann'schen Kerne sind hier sehr deutlich und erscheinen nicht in jedem Schnitte gleich, so dass wesentlich zwei Gestaltungen zu unterscheiden sind, einmal einreihige, längere, recht eigentlich als Randkerne zu bezeichnende Bildungen und zweitens mehr länglich runde, kürzere und dickere Körper. Die Fig. 25 zeigt einen Randkern der letzten Art mit fünf Zellen, von 11 — 15 μ, die in zwei oder drei Lagen angeordnet sind und häufig durch eine bogenförmig verlaufende Spindelzelle gegen das Mark zu abgegrenzt werden. In dem anderen Falle findet man fünf, sechs und sieben rundlich eckige Zellen in einer Linie neben einander vollkommen randständig gestellt, so dass der ganze Zellensaum bis 0,129 mm Länge erreichen kann. Auch bei *Lacerta* finden sich in den dickeren Randkernen einzelne markhaltige longitudinal verlaufende Nervenfasern.

Über den sonstigen Bau des Markes dieser Eidechse bemerke ich nicht viel, um so mehr als die Zeichnung nur mit Bezug auf die Zellen ausgeführt ist. Eine Commissura ventralis ist das Bemerkenswertheste, was hervorzuheben ist und ein gut entwickeltes Septum dorsale. Ferner ist die geringe Menge der Gliazellen in den meisten Strängen auffallend.

Von dieser *Lacerta agilis* stand mir eine Serie von 474 Schnitten von 10 μ zur Verfügung, die in zwei Abtheilungen geschnitten wurde, zwischen welchen ein kleiner Ausfall von Schnitten Platz gegriffen hat.

Nachstehende Tabelle giebt die Zahl der Schnitte an, die in den einzelnen Gegenden HOFMANN'sche Kerne zeigen und die Zwischenräume derselben und beginnt mit den obersten Schnitten.

Zahl der Schnitte	Vorkommen der Randkerne	Fehlen derselben
6	Erster Randkern	
30	—	0
14	Zweiter Randkern	
31	—	0
21	Dritter Randkern	
25	—	0
13	Vierter Randkern	
20	—	0
18	Fünfter Randkern	
23	—	0
22	Sechster Randkern	
14	—	0
	Hier ist der Ausfall einiger Schnitte zu bemerken.	
32	Siebenter Randkern	
26	—	0
15	Achter Randkern	
21	—	0
16	Neunter Randkern	
24	—	0
18	Zehnter Randkern	
31	—	0
12	Elfter Randkern	
36	—	0
2	Zwölfter Randkern	

Stellen wir für die brauchbaren Angaben dieser Tabelle die Zahlen zusammen, so ergeben sich für die zehn Randkerne vom zweiten bis zum elften im Mittel 18,1 Schnitte oder der Schnitt zu 10 μ gerechnet, eine mittlere Länge der Randkerne von 0,181 mm.

4. Lacerta ocellata.

Von dieser mächtigen Eidechse stand mir eine kleine Serie von Schnitten eines jungen Thieres von 3,6 cm Länge, 274 an der

Zahl, zur Verfügung und ergab sich an denselben im Wesentlichen das Nämliche, was von *Lacerta agilis* beschrieben wurde, nur waren hier die Zellen des Randkernes im Allgemeinen größer, von 15—22 μ mittlerem Durchmesser, rundlich, länglichrund und auch sternförmig mit runden Nuclei und deutlichen Nucleoli. Meist waren eine Reihe großer Zellen ganz oberflächlich, nahe am Lig. denticulatum, das hier einen Eindruck am Marke hervorrief, gelagert und einzelne kleinere mehr einwärts. Sehr gewöhnlich erschien eine große dreieckige Zelle am dorsalen Ende des Randkernes und schloss denselben mit einem langen bogenförmig verlaufenden Ausläufer gegen den Seitenstrang ab. Häufig fanden sich auch zwei solche mehr vertikal gestellte Zellen eine über der anderen, immer mit drei bis vier Fortsätzen, von denen jedoch keiner mit Sicherheit als Achsencylinder zu bestimmen war.

Höhe der Randkerne	0,13—0,14 mm
Größe des Ligamentum denticulatum im Vertikalschnitt	0,15 mm
Dicke desselben	0,020—0,022 mm
Rückenmark breit	1,75 mm
Rückenmark hoch	1,19 mm
Septum dorsale	0,51 mm hoch
Fissura ventralis	0,34 mm tief
Commissura grisea	0,072 mm dick
Commissura alba	0,090 mm dick
Canalis centralis	0,036 mm

5. Die Blindschleiche Anguis fragilis.

Von der Blindschleiche hatte ich eine Serie von 145 Schnitten zur Untersuchung und fand ich hier die Verhältnisse denen der Eidechse so ähnlich, dass ich mich damit begnüge, zu sagen, dass die Randkerne hier 0,10—0,12 mm hoch und 0,027—0,032 mm breit sind und jeder aus vier bis fünf rundlicheckigen oder spindelförmigen Zellen von 11—15 μ Größe besteht. Ein Abschluss der Randkerne durch zwei spindelförmige Zellen ist hier sehr gewöhnlich. Auch hier liegt jeder Randkern in der Höhe des Lig. denticulatum, dessen Dicke sehr gering ist, nur 15—19 μ beträgt. Selbstverständlich ist auch hier segmentale Anordnung da, doch bin ich nicht in der Lage, genaue Messungen vorzulegen.

V. Entwicklung der Hofmann'schen Kerne.

Meinen Erfahrungen zufolge sind schon bei Embryonen des Hühnchens von $4^1/_2$ bis 5 Tagen die Hofmann'schen Kerne deutlich angelegt, wie am besten aus der Fig. 20 hervorgeht, doch liegen dieselben in diesem Stadium dem Zellenhaufen des Vorderhorns so nahe, dass man deutlich ersieht, dass dieselben aus den oberflächlichsten Zellen desselben hervorgehen; in der That reicht auch bei noch jüngeren Embryonen von 4 Tagen der genannte Zellhaufen bis zur Oberfläche des Markes, und erscheint annähernd so wie Lachi denselben von einem 7 Tage alten Embryo zeichnet, während dieser Forscher erst bei einem 9tägigen Embryo die ersten Spuren des Hofmann'schen Kernes fand. Wenn diese Angaben Lachi's richtig sind, so müsste man bei Vergleichung seiner Daten mit den meinigen annehmen, dass mit Bezug auf das erste Sichtbarwerden der fraglichen Kerne eine bedeutende Breite der Möglichkeiten vorhanden ist. Was die weitere Entwicklung der Hofmann'schen Kerne anlangt, so geht schon aus dem früher Mitgetheilten hervor, dass bei 10tägigen Embryonen Großkerne zwar zu unterscheiden sind, aber noch nicht als besondere Vorsprünge auftreten (Figg. 2, 4), während solche bei Embryonen von 15 Tagen dagegen als vollkommen deutlich sich ergaben (Fig. 8).

VI. Bemerkungen über den sogenannten Sinus rhomboidalis, das Ligamentum denticulatum und den Reissner'schen Faden im Centralkanale.

a. Sinus rhomboidalis.

Der sogenannte Sinus rhomboidalis hat im Laufe der Zeiten verschiedene Deutungen erlebt. Zuerst wurde derselbe ganz richtig von Perrault, Meckel und Keuffel als eine durch Auseinanderweichen der Hälften des Markes entstandene Spalte beschrieben. Nachdem dann aber durch Emmert der Centralkanal des Rückenmarks gefunden worden war, machte sich die Vermuthung dieses Autors, dass der Sinus die Erweiterung dieses Kanals sei, immer mehr geltend, namentlich nachdem Tiedemann und Carus das Vorkommen dieses Centralkanals sichergestellt hatten, und huldigten namentlich Burdach und R. Wagner dieser Auffassung, bis endlich Natalis Guillot im Jahre 1844 mit der Behauptung auftrat, dass der Sinus rhomboidalis der Vögel keine Erweiterung des Centralkanals sei und gar nichts mit demselben zu thun habe. Seit dieser Zeit ist diese Deutung des Sinus rhomboidalis fast von Allen verlassen und die ursprüngliche Ansicht von MECKEL wieder in ihr Recht getreten und wüsste ich von Neueren nur C. GEGENBAUR zu nennen, der wahrscheinlich in Folge eines Lapsus calami in seiner vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere 1898 p. 782 noch von einer Beziehung der Markspalte der Vögel zum Centralkanale spricht.

Das Auffallendste an dem Sinus rhomboidalis, den ich Sulcus s. Sinus dorsalis nenne, ist die Entwicklung eines eigenthümlichen Gewebes, über dessen Bedeutung und Natur noch verschiedene Ansichten herrschen. Beim erwachsenen Huhne und der Taube erscheint dasselbe auf den ersten Blick täuschend aus großen runden kernhaltigen Zellen gebildet und hat auch MATHIAS DUVAL ganz bestimmt in diesem Sinne sich ausgesprochen (Journal de l'Anatomie et de la Physiologie Bd. XIII, 1877, p. 1—38, Pl. I—IV). Beim Embryo dagegen besteht dasselbe aus kleinen sternförmigen Zellen, die ganz und gar mit den Elementen des Gliagewebes der weißen Substanz übereinstimmen. Was die erste Entwicklung dieser Elemente anlangt, so ist sicher, dass ein Theil derselben als Verlängerungen der Ependymzellen des Canalis centralis auftritt, als sogenannte Ependymfasern, und solche Fasern findet man auch beim 15tägigen Hühnerembryo in der Medianebene des Septum dorsale an gewissen Stellen. Diese Fasern bilden jedoch nur einen mehr unbedeutenden Theil des Septum dorsale der Embryonen und stammen alle kleinen Elemente dieses Septum, wie solche die Figg. 2, 4, 20 als Glia dorsalis (*Gld*) bezeichnet zeigen, wie M. DUVAL mit Recht annimmt, von Wucherungen resp. Vermehrungen der Ependymzellen selbst ab. Solche kleinen Elemente nun sind es, welche das wuchernde Gewebe im Sulcus dorsalis oder Sinus rhomboidalis, mit anderen Worten das kolossal vergrößerte Septum dorsale der Vögel bilden, wie sehr deutlich die Fig. 8 vom 15tägigen Hühnerembryo lehrt, indem dieselben nach und nach zu dem eigenthümlichen scheinbar großblasigen Ausfüllungsgewebe sich umgestalten. Dieses Gewebe, das ich einfach als Glia bezeichne, wird nicht, wie DUVAL annimmt, von einfachen runden kernhaltigen Zellen gebildet, sondern, wie schon vor Jahren LEYDIG (MÜLLER's Archiv, 1854, p. 334) und später STIEDA (diese Zeitschr., Bd. XIX, 1869, p. 8) und neuerdings LACHI (Alcune particolarità anatomiche del Rigonfiamento sacrale del midollo degli uccelli. Pisa 1889) angaben, von einem Maschenwerk sternförmiger Zellen. Ob diese Zellen wirkliche Anastomosen bilden oder ob das scheinbare Netzwerk ihrer

Ausläufer nur durch Aneinanderlagerung derselben gebildet wird, ist schwer zu entscheiden, nur so viel ist sicher, dass dieselben in der Wucherung am Sulcus dorsalis eben so sich verhalten, wie die eigentlichen Gliazellen, die bei Säugern in der weißen und grauen Substanz sich entwickeln. Eine sorgfältige Untersuchung lehrt auch, dass das Gliagewebe der Vögel in der großen Dorsalfurche nicht anders beschaffen ist, als an allen anderen Orten im Rückenmark und mache ich besonders auf die großen HOFMANN'schen Hauptkerne aufmerksam, die ihre Zusammensetzung aus sternförmigen Zellen deutlich zeigen und bei denen an Beziehungen zum Ependym nicht zu denken ist. In ähnlicher Weise zeigt auch der erwachsene Vogel im ganzen Umkreise der ventralen Markoberfläche vor Allem, überall Übergänge gewöhnlicher Gliazellen in große scheinbar blasige Elemente, die übrigens auch an der Grenze des den Sulcus dorsalis ausfüllenden großmaschigen Gliagewebes gegen die Dorsalstränge und die graue Substanz nicht fehlen.

Alles zusammengehalten kann ich mithin in dem, den großen Sulcus dorsalis des Lumbosacralmarkes der Vögel erfüllenden eigenthümlichen Gewebe nichts als eine Varietät des gewöhnlichen Gliagewebes erkennen, das durch die Weite seiner Maschen und den mehr flüssigen Inhalt derselben, der unstreitig wesentlich Eiweiß ist, sich charakterisirt[1].

Bei dem Entstehen des sogenannten Sinus rhomboidalis, der durch die Figg. 10, 12, 13, 14 und 15 von dem erwachsenen Huhne und der Taube gut charakterisirt ist und der bei Embryonen durch die schon oben angegebenen Figg. 2, 4, 8 u. 20 ebenfalls klargestellt wurde, beobachtet man in gewissen Stadien weit vorgeschrittener Entwicklung mitten in dem Gliagewebe die Reste der Commissura dorsalis mit Nervenzellen, die an der ventralen Seite der Spitzen der Dorsalstränge von einem Cornu dorsale zum anderen herüberziehen. Abgesehen hiervon enthält das großmaschige Gliagewebe des Sulcus dorsalis keine nervösen Elemente, wohl aber eine oft nicht unbedeutende Zahl von Gefäßen und ganz in der Tiefe den kleinen Centralkanal.

---

[1] Bei der Untersuchung des frischen Gliagewebes des Sinus rhomboidalis des Huhnes sah ich neulich Gebilde, die den von DUVAL abgebildeten kernhaltigen Zellen glichen, neben anderen, die das Ansehen von sternförmigen Zellen besaßen und wird möglicherweise eine weitere Untersuchung ergeben, dass der betreffende Gliawulst zweierlei Elemente enthält, die beide von Ependymzellen abstammen.

Für ausführlichere z. Th. historische, z. Th. thatsächliche Mittheilungen über den Sinus rhomboidalis der Vögel verweise ich auf die oben angeführten Abhandlungen von Stieda, M. Duval und Lachi, von denen die beiden Letzteren besonders auch die Entwicklung des Lumbosacralmarkes berücksichtigen.

b. Ligamentum denticulatum.

Im Vorhergehenden wurde schon an vielen Stellen ein Band erwähnt, das ich dem Ligamentum denticulatum des Säugethierrückenmarks verglich und will ich nun hier noch betonen, dass ich diese Vergleichung für ganz richtig halte, obschon das betreffende Band bei den Vögeln in Manchem etwas abweichend sich verhält. In der Lumbosacralgegend liegen die Zacken desselben mitten zwischen den vorderen Wurzeln und den Hofmann'schen Großkernen an der Pia und hat offenbar auch M. Duval dieselben gesehen, ohne sie besonders zu erwähnen, wie seine Figg. 1, 2 auf Taf. I und die Fig. 1 auf Taf. II lehren. Weiter aufwärts rückt dann der verdickte Längsstreifen der Pia, an welchen die Zacken der Dura sich anlegen, immer mehr dorsalwärts und kommt endlich in die seitliche Gegend zu liegen, wie bei den Säugern. So ist das helle Feld in meiner Abbildung des Markes der Taube in meiner Gewebelehre 6. Aufl. Fig. 441 zum Theil nichts Anderes als dieser Streifen. Auch in diesen Gegenden finden sich immer noch von Stelle zu Stelle Verbindungszacken zwischen der Dura und dem Streifen.

Eine Beschreibung und Abbildung dieser Verhältnisse bei den Vögeln war mir bis vor Kurzem unbekannt. Dagegen kann hier erwähnt werden, dass eine Reihe von Angaben für eine weite Verbreitung solcher Bandmassen bei niederen Wirbelthieren sprechen. So fand Burckhardt bei *Protopterus* einen verdickten Längsstreifen der Pia (l. c. Fig. 29, 34, 35), den er dem Ligamentum denticulatum vergleicht. Auch beim *Sterlet* und bei Selachiern fand er solche Bildungen, die hier aus zwei Streifen, einem dorsalen und einem ventralen, bestanden (l. c. p. 31). Diese Bänder gleichen sehr den von mir bei Vögeln beobachteten, nur wird es sich fragen, ob auch hier Verbindungszacken zur Dura vorkommen.

Ein ähnliches Band hatte schon im Jahre 1878 Stud. med. Berger bei seinen im Wiener physiologischen Institute angestellten Untersuchungen bei Schlangen und weniger entwickelt bei der Blindschleiche, bei Eidechsen und beim Alligator, ferner bei *Triton*, *Salamandra* und dem Axolotl gesehen, vermisste dasselbe dagegen beim

Frosche, Chamäleon und bei Schildkröten, ferner bei mehreren Fischen (Aal, Goldfisch, Hecht), einem Vogel (Schwarzplättchen) und einem Säuger (Kind). (Sitzungsber. d. K. Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse 1878 7. Februar p. 27.) Beachtung verdient, dass BERGER mit Rücksicht auf die Lage des Bandes dasselbe erwähnt, was ich bei den Vögeln fand, nämlich dass das Band im oberen Theile des Markes mehr an den Seiten desselben, weiter caudalwärts dagegen immer mehr an die ventrale Seite zu liegen komme und endlich zwischen der Seiten- und der Ventralfläche seine Lage habe. Von Verbindungen des Bandes mit der Dura erwähnt BERGER nichts, wohl aber einer solchen mit der äußeren Lamelle der Pia, die nach OWEN der Arachnoidea entspricht. Eben so wenig meldet GEGENBAUR (Vergl. Anatomie der Wirbelthiere p. 390) etwas von Beziehungen der Dura zu dem BERGER'schen Bande, das er bei *Calamoichthys* und bei *Menobranchus* in mehr ventraler Lage auffand. Beim Stör liege dasselbe noch mehr ventral und scheine, wie beim *Sterlet*, aus zwei Abtheilungen zu bestehen. Eine Vergleichung mit dem Lig. denticulatum hält GEGENBAUR nicht für durchführbar, mir scheint jedoch auf alle Fälle eine Übereinstimmung dieser Gebilde mit dem verdickten Längsstreifen der Pia der Säuger da zu sein, auch wenn wirklich die Zacken zur Dura fehlen sollten.

Dass diese meine Vermuthung richtig ist, geht aus einer vor Kurzem erschienenen ausführlichen Abhandlung von Dr. GIUSEPPE STERZI (Ricerche intorno alla Anatomia comparata ed all' ontogenesi delle Meningi, Parte prima, Meningi midollari. Venezia 1901) hervor, wie seine Zusammenstellung auf p. 227 u. 228 beweist.

Was die Vögel anlangt, so hatte übrigens auch P. LACHI schon im Jahre 1889 ihr Ligamentum denticulatum genau beschrieben und in einer Anzahl Figuren (1, 2, 5 u. 6) gut abgebildet (l. s. c).

c. Der Reissner'sche oder Centralfaden des Markes.

Ich muss mich einer kaum zu entschuldigenden Versäumnis anklagen, dass ich bisher in allen meinen Arbeiten über das Rückenmark mit keinem Worte den von REISSNER entdeckten Faden oder Strang im Centralkanale erwähnte, welche Nichtbeachtung allerdings noch eine Reihe von Autoren mit mir theilen, wie ZIEHEN in seiner neuesten Arbeit und viele Andere.

Neu aufgenommene Prüfungen haben mir den bestimmten Beweis geliefert, dass dieses Gebilde als normaler Bestandtheil bei allen Wirbelthieren von den Vögeln abwärts sich findet und müsste ich, um das zu begründen, einfach die Worte wiederholen, die REISSNER bei seiner ersten Beschreibung (l. i. c. p. 553) zu diesem Nachweise gebraucht hat. Will man schnell über diesen Faden sich orientiren, so ist es das Beste, frontale Längsschnitte des Markes anzulegen, und wer dann ein Präparat gewonnen hat, wie REISSNER's Fig. 10, und nicht überzeugt wird, dem ist nicht zu helfen.

Der Grund, warum ich hier den REISSNER'schen Faden erwähne, ist nicht der, dass ich viel Neues oder besondere Untersuchungen über denselben vorzulegen habe; ich thue dies einfach aus dem Grunde, um die Aufmerksamkeit auf dieses viel verkannte und sicherlich sehr merkwürdige Gebilde zu lenken und um junge Kollegen aufzufordern, die neuen Mittheilungen von SARGENT weiter zu verfolgen, die mir alle Beachtung zu verdienen scheinen (Anatom. Anzeiger XVII 1900 Nr. 1, 3). Die Frage nach der wahren Natur des REISSNER'schen Fadens wird dadurch noch verwickelter, dass gleichzeitige Autoren, KALBERLAH in seiner Arbeit über das Rückenmark der Plagiostomen, Stuttgart 1900 auf p. 21 u. flg., und STUDNICKA (Sitzungsber. der böhm. Gesch. d. Wissensch. Prag 1899 und Untersuchungen über den Bau des Ependyms der Centralorgane 1900, p. 397), von denen von SARGENT sehr abweichende Ansichten geäußert haben.

Was ich zur Lösung des Räthsels beitragen kann, ist vorläufig nur Folgendes: Einmal halte ich den REISSNER'schen Faden, den ich beim Huhne, der Taube, Wachtel, den Reptilien und Amphibia caudata untersucht habe, und der in den Figuren 26 u. 27 von Siredon und Proteus dargestellt ist, für eine natürliche Bildung, die eine überraschende Ähnlichkeit mit einem Achsencylinder hat. Zweitens habe ich in keinem Falle, wo mir Längsansichten desselben vorlagen, vor Allem beim Huhne und der Taube, irgend eine Spur von Ästen oder seitlichen feinen Ausläufern an demselben wahrgenommen und drittens habe ich mich bei der Schildkröte und Eidechse davon überzeugt, dass derselbe in die Rautengrube übergeht und in ziemlicher Entfernung von der Eröffnung des Centralkanals noch gefunden wird.

Historisches und Kritisches.

In meiner ersten Mittheilung an die K. Akademie der Wissenschaften zu Wien vom Dec. 1901 hatte ich meinem Erstaunen Ausdruck gegeben, dass die HOFMANN'schen Kerne im Rückenmark der Vögel noch von Niemand gesehen worden seien und das Wenige erwähnt, was nach dieser Seite beschrieben worden war, unter welchem gewisse Mittheilungen von v. Lenhossék die meiste Beachtung verdienen. Dieser Forscher beschreibt unter dem Titel: Über oberflächliche Nervenzellen im Rückenmarke des Hühnchens (Beitr. zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane, Wiesbaden 1894, p. 79—86, Textfig. 4) aus dem Rückenmarke eines 9 tägigen Hühnerembryo an Golgi-Präparaten eigenthümlich verlagerte Kommissurenzellen, die im Ventralstrange in der Gegend der Durchtrittsstelle der vorderen Wurzeln zum Theil ganz oberflächlich ihre Lage haben, und bildet vier solche Zellen, zwei auf jeder Seite, ab. v. Lenhossék ist der Ansicht, dass es sich hier nicht um embryonale, sondern um definitive Lagerungsverhältnisse handelt, will dagegen die Frage nicht entscheiden, ob solche Elemente konstante Bildungen seien, neigt sich jedoch eher dieser Annahme zu und beruft sich auf das schon lange bekannte sporadische Vorkommen von Nervenzellen innerhalb der weißen Substanz.

Eigentlich ist Ramón y Cajal der Erste, der solche oberflächliche Zellen bei Hühnerembryonen gefunden hat, wie v. Lenhossék selbst hervorhebt, indem er folgenden Passus des spanischen Forschers aus seinem »Nuevo Concepto de la Histologia de los Centros nerviosos, 1893, p. 63« wörtlich citirt. Derselbe lautet: »Unlängst gelang es mir in der äußeren Zone des Seitenstranges im Halstheil von 16 tägigen Hühnerembryonen spindelförmige, sagittal gelagerte Nervenzellen nachzuweisen, deren verästelte Fortsätze mit peripherischen Collateralen in Berührung treten.«

In seiner großen Arbeit »Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, zweite Aufl. 1895«, kommt v. Lenhossék auf p. 331 noch einmal auf die fraglichen Nervenzellen zurück und giebt hier noch Genaueres über dieselben an. Er meldet hier, dass diese Zellen ungefähr im Grenzgebiet zwischen Vorder- und Seitenstrang, ganz auf die Oberfläche hinaus verlagert sich fanden, ja durch ihren Komplex ein sanftes Hügelchen bewirkten. Ferner bemerkt v. Lenhossék, er habe diese Zellengruppen im Hühnchenrückenmarke so oft wahrgenommen, dass er ihr Auftreten, wenn auch nicht für konstant, so doch für eine sehr häufige Erscheinung halten müsse. Durch Serienschnitte habe er sich übrigens überzeugt, dass es sich nicht um einen kontinuirlichen Streifen, sondern um kleine Häufchen handle, die ganz ohne jede Gesetzmäßigkeit der Anordnung auftreten können.

v. Lenhossék erwägt dann noch die Frage, ob die Zellen von

Hoche im menschlichen Marke den von ihm gesehenen entsprechen und spricht von der Möglichkeit, dass das von mir bei der Taube beschriebene seitliche Feld der von ihm beschriebenen Zellgruppe entspreche, was, wie man aus Früherem weiß, richtig ist.

Es ist daher, wenn man alles Besprochene zusammennimmt, wohl unzweifelhaft, dass Ramón und vor Allem Lenhossék der Entdeckung der Hofmann'schen Kerne nahe waren. Hätten dieselben Schnitte aus der Lumbosacralgegend untersucht, so wäre ihnen durch die Großkerne sofort der Beweis von etwas ganz Besonderem geliefert worden und keine Zweifel geblieben.

In mancher Beziehung ähnlich ist es einem älteren Beobachter, Gaskell, ergangen, auf den ich erst vor Kurzem durch Sherrington aufmerksam wurde. Der letzte Autor erwähnt in seinem Artikel »On Out-lying Nerve cells in the Mammalian Spinal-Cord« (Philos. Transactions, 1890, D., p. 33), dass Gaskell im Jahre 1885 im Marke des Alligator oberflächlich Nervenzellen gefunden habe und fand ich dann mit einiger Schwierigkeit heraus, dass dieser Gelehrte von allen bisherigen Beobachtern eigentlich am meisten über die oberflächlichen Nervenkerne der Vögel wahrgenommen hat, schwierig, weil die Mittheilungen von Gaskell in Abhandlungen sich finden, die auch nicht von ferne vermuthen lassen, dass sie über den Bau des Markes der Vögel etwas enthalten.

Die wichtigste Notiz von Gaskell findet sich in seiner Abhandlung »The Cranial Nerves in Journal of Physiology, Vol. X, 1888«. Hier heißt es p. 191: »The clearest case of segmentation in the cord which I have come across, is found in the Sauropsida, for both in Crocodiles and in birds at the surface of the lateral region of the cord a group of nerve cells exists, which is as strictly metameric as the ganglion cells on the posterior roots of the spinal nerves. I have described this lateral group of cells in the cord of the Crocodile in a former paper and Fig. 5, Taf. XXX illustrates their situation in the cord of the chick.«

In der angegebenen Fig. 5 finden wir dann in der That von einem etwa 8 Tage alten Hühnchen an einem Querschnitte der Lumbosacralgegend einen kleinen Zellenkern, dicht nach außen von den motorischen Vorderhornzellen angegeben, welche beide Kerne zusammen in der Tafelerklärung als »groups of motor ganglia« bezeichnet sind. Einen ähnlichen oberflächlichen Kern stellt auch die Fig. 6 von einem mehr vorgerückteren (more adult) Thiere dar. Dass diese Abbildungen in der That in kleinem Maßstabe meinen Hof-

MANN'schen Großkern darstellen, kann nicht bezweifelt werden und ist daher GASKELL jedenfalls als derjenige zu bezeichnen, der denselben zuerst wahrgenommen hat. Doch findet sich bei demselben nicht der geringste Nachweis über die nervöse Natur der Elemente, die dieser Anhang des Markes enthält, sowie über das Vorkommen und Verhalten desselben in anderen Gegenden des Markes; auch vermisse ich jede Darstellung des feineren Baues der genannten Marktheile.

Was nun den Alligator betrifft, so handelt GASKELL von demselben in den Proceedings of the Physiological Society von 1885 Dec. 12 im Journal of Physiology, Vol. VII, p. XXIX und geht aus seiner Beschreibung, die sich nur auf den Dorsal- und Halstheil des Markes bezieht, hervor, dass es sich um einen kleinen, oberflächlich an den Seitentheilen des Markes gelegenen Zellenkern handelt, der da, wo die motorischen Wurzeln austreten, unterbrochen ist, mithin eine metamere Anordnung zeigt. GASKELL ist geneigt, dieses isolirte Ganglion als einen Theil des Spinalganglion aufzufassen, indem auch seine Zellen mehr mit denen der letzteren übereinstimmen; doch war er nicht im Stande, irgend welche Beziehungen dieser Zellen zu Nervenwurzeln nachzuweisen.

Außer GASKELL ist dann auch BRANDIS zu erwähnen, der am Marke von *Picus viridis* und *Anas canadensis* ein oberflächlich gelegenes kleines Feld im ventralen Theile der Seitenstränge antraf, das nur vereinzelte feine Fasern, kleinere helle rundliche und spärliche größere Zellen enthielt (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41, 1893, Taf. XIII, Fig. 1 und 2*a* und Fig. 4 ohne Bezeichnung von *Regulus cristatus*). Diese Beobachtungen, die nur das oberste Halsmark betreffen, beziehen sich unzweifelhaft auf die Theile, die ich als kleine HOFMANN'sche Kerne bezeichnete, doch vermisst man bei denselben jeden Nachweis des segmentalen Vorkommens derselben und somit ihrer Bedeutung für den Bau des Gesammtmarkes.

Ich komme nun endlich noch auf die Beobachtungen von P. LACHI und H. GADOW zu sprechen. Die Arbeit von LACHI wurde mir zuerst bekannt durch Dr. GUISEPPE STERZI von Padua, durch dessen Freundlichkeit ich am 14. Februar dieses Jahres seine neue Arbeit »Ricerche intime alla Anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meninge, Parte prima, Meningi midollari. Venezia 1901 aus den Atti del Reale Istituto veneto di Scienze, lettere ed arti, Tom. LX, Parte seconda erhielt. In dieser Schrift ist auf Taf. XII, Fig. 4 bei achtmaliger Vergrößerung ein Querschnitt des Sacralmarkes des Huhnes dargestellt, der unter dem Namen »Lobo accessorio« bei *la* jederseits einen HOFMANN'schen Großkern zeigt. Auf p. 106 (1206) meldet dann STERZI, dass diese accessorischen Läppchen des lumbosacralen Rückenmarks des Huhnes von LACHI beschrieben worden seien, giebt jedoch keine weiteren Einzelnheiten über deren Bau und sonstiges Verhalten, mit der einzigen Ausnahme, dass er p. 111 meldet, dass das Lumbosacralmark auf jeder Seite acht accessorische Markläppchen zeige.

Natürlich wurde ich nun sehr gespannt auf die Arbeit von P. LACHI, die aus dem Jahre 1889 stammt und den Titel führt: »Alcune particolarità anatomiche del ringonfiamento sacrale nel midollo degli uccelli« in Memorie della Società Toscana di scienze naturali, Vol. X, Pisa 1889, p. 268—295. Obschon ich einige Arbeiten dieses Gelehrten von ihm erhalten hatte, fehlte mir doch gerade die angeführte, und da auch in den Jahresberichten von SCHWALBE der Referent ZANDER dieselbe wohl angeführt, aber gar nichts über sie berichtet hatte, so wäre ich außer Stande, über die Beobachtungen von Prof. LACHI etwas auszusagen, wenn ich nicht an dem heutigen Tage, dem 24. Februar, wo ich dies schreibe, durch die Güte des Verfassers seine Arbeit erhalten hätte. Dieser zufolge ist LACHI ohne jeden Zweifel der Forscher, der vor mir am meisten über die oberflächlichen Nervenkerne im Marke der Vögel gesehen hat. Derselbe giebt einmal in seiner Fig. 5 einen guten Querschnitt des Sacralmarkes der Taube aus der Gegend des Sinus rhomboidalis, an welchem auf beiden Seiten unter dem Namen Lobi accessorii zwei HOFMANN'sche Großkerne von mäßiger Entwicklung jeder mit fünf Zellen bei 24maliger Vergrößerung dargestellt sind. In der Fig. 6 ist ein solcher Lobus accessorius mit acht Zellen bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet, mit dem Gallertgewebe, das die Zellen umschließt, und in Fig. 7 drei der Zellen eines Lobus accessorius des Huhnes bei sehr starker Vergrößerung als bi- und multipolare Elemente mit einem, zwei und drei Dendriten und einem Achsencylinder. Außerdem giebt LACHI noch zwei Längsansichten (Fig. 1 und 2), in denen seine Lobi accessorii am Sacralmarke des Huhnes zu klein als runde Körperchen in segmentaler Lagerung zwischen je zwei Nerven dargestellt sind und zwei Bilder über die Entwicklung des Markes (Figg. 9 und 10). Fig. 9 stellt einen Querschnitt des Sacralmarkes eines Hühnchens von sieben Tagen dar, und Fig. 10 dieselbe Gegend von einem Hühnchen von neun Tagen. In dem ersten Schnitte sind die Zellen des Lobus accessorius von der Masse der Ursprungszellen der motorischen Wurzeln noch nicht geschieden, während in Fig. 10 die Trennung bereits begonnen hat und ein oberflächlicher, aber nicht als Lappen vorspringender Zellenkern zu erkennen ist. Unvollständig ist die Beobachtungsreihe von Lachi desshalb, weil er von den kleinen Randkernen, die am Dorsal- und Halsmarke und auch am Ende des Sacralmarkes sich vorfinden, nichts wahrgenommen hat, was dann auch erklärt, dass er eine Möglichkeit für der Erwägung werth hält, die Wiedersheim (Zur Paläontologie Nordamerikas in Biolog. Centralblatt 1881. Nr. 12 und Krause, Zum Sacralhirn der Stegosauri, Ebenda. Nr. 15) durch die Aufstellung seines Sacralhirns in die Wissenschaft eingeführt hat.

Außer diesen italienischen Forschern habe ich nun noch einen deutschen Gelehrten zu nennen, der ebenfalls zu denen gehört, die gewisse Kenntnisse über meine Hofmann'schen Kerne besaßen, und zwar H. Gadow. Derselbe meldet in Bronn's Thierreich im IV. Bande bei der Abtheilung Vögel in Lief. 16 und 17 aus dem Jahre 1887 auf p. 334 bei der Beschreibung der Zellen des Rückenmarks außer den drei von Stieda beschriebenen Gruppen sei noch eine vierte peripherische zu unterscheiden. Dieselbe bestehe aus einer Anzahl von verstreuten Ganglienzellen, die nahe der Peripherie der weißen Seitenstränge in der Nähe des Lig. denticulatum ihre Lage haben und in ihrer Häufigkeit metamer zu wechseln scheinen. In der Sacralgegend erreichen diese Elemente ihre bedeutendste Entfaltung und sind hier in ein helleres Maschenwerk eingebettet, in dem fast keine markhaltigen Fasern sich finden. Die ganze Gruppe rückt hier sehr nahe an die Peripherie, so zu sagen aus derselben heraus, da sie die Pia mater häufig etwas ausbuchtet. Sie liegt dicht neben dem Ligamentum denticulatum und wird durch dieses von den austretenden vorderen Wurzeln getrennt. Nervenfasern, die von dem Ganglienhaufen abstammen, sind keine erkennbar, und sei die Bedeutung dieser »peripheren Zellgruppe«, wie man sie nennen könne und die sich auch bei Krokodilen finde, im Unklaren. Da Gadow in Cambridge lebte, als er dies schrieb, scheinen mir aus der letzten Bemerkung Beziehungen zu Gaskell klar hervorzugehen. Gadow giebt auch auf Taf. XL, Fig. 9 eine Abbildung seiner Zellgruppen, die im Ganzen nicht schlecht ist, aber auf keinen der großen Hofmann'schen Kerne sich bezieht. Die anderen Figg. 6 und 7, die er auch heranzieht, zeigen nur Ursprungszellen der motorischen Wurzeln und nichts Besonderes.

Von den Beobachtungen von Gaskell, Brandis, Gadow und

Lachi habe ich bereits in einer kleinen Notiz im Anatomischen Anzeiger 1902 unter dem Titel: Weitere Beobachtungen über die Hofmann'schen Kerne am Marke der Vögel mit einer Tafel, eine kurze Mittheilung gemacht, die auffallender Weise erst in Nr. 3 erschien, während bereits in Nr. 1 eine Notiz über denselben Gegenstand von Lachi abgedruckt ist.

Hiermit schließt die Reihe der älteren und neueren Beobachter, welche mehr oder minder bestimmte Angaben über oberflächliche Nervenkerne im Marke der Vögel und Reptilien machten. Nun wirft sich aber weiter die Frage auf, ob nicht andere bereits beschriebene Zellenarten im Marke des Menschen und von Thieren in dieselbe Kategorie gehören und denke ich hierbei vor Allem an von Reissner bei *Petromyzon*, von Burckhardt bei *Protopterus* und von Conti und Hoche beim Menschen beschriebene Elemente.

Als Ersten nenne ich Reissner, der im Jahre 1860 in seiner berühmten Arbeit über das Rückenmark von *Petromyzon* (Müll. Arch., 1860, p. 574) Zellen beschreibt, die ganz nahe dem äußersten Rande des Markes liegen (Fig. 1 *m*, Fig. 5 *b*). Von diesen Zellen heißt es noch, dass dieselben vereinzelt, bisweilen aber auch zu zweien oder dreien und nahezu konstant vorkommen. Auf p. 585 werden diese Zellen noch einmal erwähnt und bemerkt, dass dieselben meist quer liegen und ihre Fortsätze nach innen und nach außen senden. Ich habe diese Angaben von Reissner an eigenen Schnitten von *Petromyzon marinus* und *fluviatilis* vollkommen bestätigt gefunden und füge noch bei, dass bei diesem Fische in der Gegend der lateralen Ecke des Markes, wie Querschnitte durch die ganzen Thiere lehren, ein leicht verdickter Längsstreifen der Pia sich findet, mit dem auch die Dura zusammenhängt, mit anderen Worten eine Andeutung eines Ligamentum denticulatum, wie ein solches überall die Gegend bezeichnet, die den oberflächlichen ventralen Zellenkern enthält.

Mit diesen Reissner'schen Zellen stelle ich nun ganz entschieden die von Burckhardt (Das centrale Nervensystem von *Protopterus annectens* Berlin 1892) bei *Protopterus* gefundenen Elemente in den oberflächlichen Theilen des Seitenstranges des Markes zusammen (s. m. Gewebelehre, 6. Aufl., II, p. 175, Fig. 428 *BZ*) und hebe besonders hervor, dass auch diese Zellen, die ich die Burckhardt'schen nannte und nun entschieden als Nervenzellen deute, gerade in der Gegend des Ligamentum denticulatum sich finden. An frontalen Längsschnitten verfolgte Burckhardt diese Randzellen bis in die caudalen Abschnitte des Markes, während dieselben nach vorn nicht in das verlängerte Mark übertreten. Ich glaube an meinen longitudinalen frontalen Schnitten auch zu sehen, dass diese Zellen keine zusammenhängenden Längsstreifen bilden, sondern von Stelle zu Stelle unterbrochen sind.

Solche Elemente, wie bei *Petromyzon*, finde ich nun bei erneuten Untersuchungen am Rückenmarke von *Proteus* (Fig. 27), von *Amphiuma*, *Siren* und *Siredon* (Fig. 26), doch fanden sie sich hier nirgends in Gruppen, sondern stets mehr vereinzelt zu einem, zweien oder dreien, aber überall, wo sie vorkommen, an der ventralen Seite des Seitenstranges, immer in der Gegend des Ligamentum denticulatum. Wie weit verbreitet bei den niederen Wirbelthieren solche oberflächlichen Zellen sind, müssen weitere Untersuchungen lehren, zu denen ich vorläufig keinen größeren Beitrag liefern kann. Beim Frosche war es mir nicht möglich, etwas denselben Vergleichbares zu finden, eben so bei manchen Fischen, wie beim Barsche. Dagegen fand ich bei *Mormyrus* eine bis zwei große Zellen in der ventralen Ecke des Markes, eben so bei der Barbe. Eine Umschau bei den bisherigen Beobachtungen über das Mark der Fische, Amphibien und Reptilien lehrte nicht viel und wüsste ich nur einige Beobachtungen von Vignal, Ussow, Bela Haller und Koster hier namhaft zu machen. Vignal zeichnet in seinen Figuren 3 u. 4 (V u. VI Archives de zoologie experimentale. T. IX, 1881, Pl. XXI) die Zellen des Vorderhornes des Markes von *Orthagoriscus* zum Theil so oberflächlich, dass man wohl an einen besonderen Kern denken könnte. Noch viel bestechender nach dieser Seite ist die Fig. 12, Pl. XXVII über das Mark desselben Fisches in der Arbeit von Ussow in den Arch. de Biol., T. III, 1882: De la structure des lobes accessoires de la moëlle épinière de quelques poissons osseux, eben so einige Bilder des Markes von *Trigla* (Figg. 29, 32), und eines Embryo von *Raja clavata* (Fig. 40). Koster hat beim Barsche, wie ich auch, Zellen gefunden, die im Wesentlichen mit den Burckhardt'schen Zellen bei *Protopterus* übereinstimmten (Studien über das centrale Nervensystem I. Über das Rückenmark einiger Teleostier. Berlin 1898, p. 45, Fig. 27, 28).

Am Schlusse dieser Auseinandersetzungen soll nun noch von dem so auffallenden Vorkommen von oberflächlich in der weißen Substanz der Ventralstränge des menschlichen Lumbosacralmarkes gelegenen Nervenzellen die Rede sein, das bei uns zuerst durch die Arbeit von Hoche (Neurologisches Centralblatt 1891 und Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Verhaltens der menschlichen Rückenmarkswurzeln, Heidelberg 1891, Eine neue

Ganglienzellengruppe p. 7—22, Figg. 1—5) bekannt wurde. Doch rührt die Entdeckung dieser Ganglienzellen nicht von HOCHE her, vielmehr ist dieselbe dem Dr. ALFREDO CONTI zuzuschreiben, der als Ajuto settore des Turiner Anatomen Prof. C. GIACOMINI am 13. Juli 1888 der Turiner medicinischen Akademie eine Mittheilung über diese Zellen machte und dieselbe in dem Giornale della R. Academia di Medicina di Torino im Juli-Hefte Nr. 7 desselben Jahres unter dem Titel: »Un nuovo nucleo di cellule nervose capsulate del cordone bianco antero-laterale del midollo lombare dell uomo auf p. 301—306 mit einer Tafel veröffentlichte.

Ich verdanke die Kenntnis der Arbeit von CONTI dem Kollegen LACHI, der in seiner früher besprochenen Arbeit über die Sacralgegend der Vögel und den hier vorkommenden accessorischen Lappen auf p. 25 auch die Beobachtung von CONTI zur Vergleichung heranzieht, eben so wie die von diesem Autor auch erwähnte Angabe von GASKELL über den Zellenkern im Halsmarke des Alligators.

Um die Arbeit von CONTI, die ich dann durch die Freundlichkeit von FUSARI erhielt, der Würdigung noch näher zu bringen, berichte ich nun in erster Linie über das von ihm Gefundene. Der neue Kern von eingekapselten Zellen sitzt im oberflächlichsten Theile des Vorderseitenstranges da, wo die motorischen Wurzeln austreten und stellt in seiner Gesammtheit eine Art gedrängter Spindel dar, die ihrer Lage nach dem Ende der Lendenanschwellung und dem Conus medullaris angehört. In dem mittleren Theile der Spindel finden sich Gruppen von sechs und sieben Zellen und entspricht diesem Theile ein Mark von ungefähr 6 mm Durchmesser. Nach abwärts verliert sich die Zellensäule rasch und bei 3—4 mm Durchmesser des Markes ist keine Spur mehr von eingekapselten Zellen übrig. In der entgegengesetzten Richtung dagegen verlieren sich dieselben langsamer und findet man in dem stärksten Theile der Lendenanschwellung in seltenen Fällen immer noch in einzelnen Schnitten eine eingekapselte Zelle, wobei jedoch zu bemerken ist, dass in höheren Gegenden die Zellen allmählich in die Tiefe der weißen Substanz eintreten und sah CONTI in einem Falle eine eingekapselte Zelle am Ursprunge eines vorderen Wurzelbündels aus der grauen Substanz, ein anderes Mal im Vorderhorne selbst in der Nähe der oberflächlichsten Zellen desselben.

Die Zellen beschreibt CONTI als denen der Ganglien sehr ähnlich, von homogenem Aussehen, mit excentrischem Nucleus und immer mit einem braunen Häufchen von Pigment. An vielen Zellen zeigte sich ein einfacher, in seltenen Fällen zwei Fortsätze, deren Schicksal nicht zu bestimmen war und, was das Auffallendste war, eine Umhüllung der Zellen mit einer kernhaltigen bindegewebigen Hülle, die in der Regel sehr deutlich einem entgegentrat. Die Größe dieser Zellen betrug im Mittel 20—28 μ, stieg bis zu 35 μ und konnte auch bei wenigen nur 10—12 μ betragen.

Bei drei untersuchten Erwachsenen fehlte diese Zellensäule bei keinem, auch bei einem vierten Mikrocephalen war dieselbe zu erkennen. Dagegen zeigten ein Hund und ein Affe keine Spur der eingekapselten Zellen, obschon beim letzten Thiere auch die ganze untere Hälfte des Dorsaltheiles des Markes untersucht wurde.

Vergleichen wir nun mit diesen Mittheilungen von Conti die Angaben von Hoche, so ist Folgendes hervorzuheben. Hoche traf die betreffenden Zellen bei 13 unter 15 untersuchten Individuen, auch bei einem achtmonatlichen Embryo und will nicht behaupten, dass dieselben bei den zwei Individuen, bei denen sie sich nicht nachweisen ließen, fehlten, indem in diesen Fällen keine Serienschnitte angelegt worden waren. Die Zellen liegen immer in der Austrittsgegend der vorderen Wurzelfasern, am häufigsten der zwei letzten Lumbal- und der zwei ersten Sacralnerven, entweder in der oberflächlichen Glialage oder dicht unter der Pia oder zwischen den Lamellen derselben, seltener in der weißen Substanz und noch seltener außerhalb der Pia in den motorischen Wurzelbündeln selbst. Ihre Häufigkeit ist individuellen Schwankungen unterworfen, doch sah Hoche nie mehr als sechs in einem Schnitte, in anderen Fällen nie mehr als zwei bis drei in gleich dicken Schnitten und an vielen Schnitten gar keine. Längsschnitte erweckten die Vorstellung, dass die Zellen zwei dünne unterbrochene Säulen darstellen. Die Beschaffenheit der Zellen und die kernhaltige Scheide schildert Hoche wesentlich so wie Conti, nur sah er an den Zellen nie mehr als Einen Fortsatz und zwar niemals an Schnitten, nur an Zupfpräparaten, und an einigen wenigen von diesen machte er die wichtige fernere Beobachtung, dass dieser Fortsatz sich gabelte (l. c. Fig. 4), welche Theilung er mit Wahrscheinlichkeit allen solchen Fortsätzen zuschreibt. Die Größe der Zellen ist nach ihm im kleinsten Durchmesser 35—45 μ und im großen 37—75 μ.

Nach dieser Mittheilung über die Ergebnisse der Arbeiten von Conti und Hoche gehe ich zur Besprechung dieses Gegenstandes auch von meiner Seite über. Selbstverständlich musste mir nach dem Auffinden der oberflächlichen Nervenkerne im Rückenmark von

Vögeln die Frage nahe liegen, wie die Erfahrungen von Hoche am menschlichen Lumbosacralmark, die mir ja bis vor Kurzem allein bekannt waren, zu derselben sich stellen. Ich benutzte daher die Gelegenheit, die mir der Besitz des Rückenmarks eines am 13. December 1901 in Würzburg hingerichteten jungen Mannes von 21 Jahren bot, mir durch meinen Custos P. Hofmann Serien der Lumbosacralgegend anfertigen zu lassen, und will nun hier auf Grund dieser meine Erfahrungen über den Conti-Hoche'schen Kern mittheilen.

Das Lumbosacralmark wurde in VI Serien geschnitten und maßen alle Schnitte 10 μ.

Serie I bezieht sich auf den Conus medullaris und zeigt ein Mark von 3,41 mm Breite und 3,13 mm Höhe. In den 27 Schnitten dieser Serie war keine Spur der Conti-Hoche'schen Zellen, oder, wie man dieselben am besten nennt, der Markganglienzellen, zu finden.

Serie II besteht aus 146 Schnitten, die von oben nach unten numerirt sind. Der am tiefsten gelegene Schnitt Nr. 146 betrifft ein Mark von 4,72 mm Breite und 3,98 mm Höhe, der oberste dagegen Nr. 1 bezieht sich auf ein Mark von 5,49 mm Breite und 4,26 mm Höhe. An dieser Serie zeigen die vier tiefsten Schnitte keine Ganglienzellen, dann folgen 70 Schnitte, von denen nur 26 Ganglienzellen, aber meist nur je Eine enthalten, endlich 66 Schnitte mit vielen Zellen, darunter Serien mit 3 und 4 Zellen im Schnitte und nur 14 Schnitte ohne Zellen.

Serie III zeigt 120 Schnitte, die von oben nach unten numerirt sind. Der tiefste Schnitt 120 bezieht sich auf ein Mark von 6,82 mm Breite und 5,40 mm Höhe, der oberste Schnitt zeigt ein Mark von 7,39 mm Breite und 5,79 mm Höhe. In dieser Serie zeigen sich fast überall auf der einen oder anderen Seite Ganglienzellen und finden sich nur 19 Schnitte ohne alle Zellen. Die obersten 60 Schnitte besitzen am meisten Zellen, 3, 4 sehr häufig, in je einem Falle selbst 5 und 6 in einem Schnitte.

Serie IV besitzt ein Mark von 7,2 mm Breite und 6,0 mm Höhe und besteht aus 12 Schnitten, die keine Ganglienzellen zeigen.

Serie V. Mark von 9,7 mm Breite, 6,0 mm Höhe. 12 Schnitte, von denen 2 auf der linken Seite in 0,27 mm Entfernung von der Oberfläche eine Ganglienzelle von 30 μ zeigen.

Serie VI. Mark von 9,6 mm Breite, 7,6 mm Höhe. 12 Schnitte, von denen drei rechts je Eine oberflächliche Zelle zeigen.

Bei der Bestimmung der Zahl und des Vorkommens der Ganglienzellen des Markes schien es mir nicht ohne Interesse zu sein, ob eine segmentale Anordnung derselben sich nachweisen lasse und bestimmte ich daher an meinen beiden größeren Serien die Zahl der Zellen auf der rechten und linken Seite des Markes, von welcher mühevollen Arbeit beifolgende zwei Tabellen Aufschlüsse geben.

Serie III.

	L	R		L	R		L	R		L	R
1	0	0	31	1	1	61	1	0	91	0	1
2	1	0	32	1	0	62	1	0	92	2	2
3	1	0	33	2	2	63	0	0	93	1	2
4	0	0	34	2	2	64	1	0	94	1	2
5	1	1	35	2	2	65	1	0	95	2	1
6	1	1	36	2	2	66	1	0	96	2	1
7	1	1	37	2	0	67	1	0	97	2	1
8	1	1	38	2	0	68	0	0	98	1	1
9	1	1	39	1	0	69	0	0	99	1	1
10	2	0	40	1	0	70	0	0	100	0	1
11	3	0	41	4	0	71	0	0	101	0	0
12	3	0	42	4	0	72	0	0	102	1	0
13	3	0	43	3	0	73	0	1	103	1	0
14	2	0	44	2	1	74	0	0	104	0	0
15	2	0	45	3	1	75	0	0	105	0	1
16	3	0	46	2	0	76	0	0	106	1	2
17	6	0	47	1	1	77	0	0	107	1	2
18	4	0	48	1	1	78	0	0	108	1	2
19	0	1	49	0	1	79	1	1	109	1	1
20	0	0	50	1	0	80	0	1	110	1	1
21	0	4	51	2	0	81	0	1	111	1	2
22	0	5	52	2	0	82	0	1	112	2	2
23	0	5	53	4	0	83	0	1	113	2	2
24	1	4	54	3	0	84	0	1	114	2	2
25	1	1	55	5	0	85	0	1	115	0	1
26	2	3	56	2	0	86	0	2	116	0	2
27	2	3	57	2	0	87	0	2	117	0	2
28	2	3	58	3	0	88	0	0	118	0	2
29	1	4	59	3	0	89	0	0	119	0	2
30	1	2	60	0	0	90	0	0	120	0	2

Serie II.

	L	R		L	R		L	R		L	R
1	1	0	9	1	0	17	4	0	25	3	0
2	1	0	10	1	1	18	4	0	26	3	0
3	1	0	11	1	1	19	0	0	27	2	2
4	1	0	12	1	1	20	0	0	28	2	1
5	1	0	13	0	0	21	0	0	29	1	0
6	0	0	14	0	0	22	0	0	30	2	2
7	0	0	15	0	0	23	3	0	31	2	3
8	0	0	16	4	0	24	3	0	32	1	4

	L	R		L	R		L	R		L	R
33	1	4	62	0	1	91	0	1	120	0	0
34	1	1	63	0	2	92	0	0	121	0	0
35	1	0	64	0	2	93	0	0	122	0	0
36	0	3	65	0	1	94	0	0	123	0	0
37	0	3	66	0	1	95	0	0	124	0	0
38	0	3	67	0	1	96	0	0	125	0	0
39	0	3	68	0	0	97	0	0	126	0	0
40	1	1	69	1	0	98	0	0	127	0	0
41	1	2	70	1	0	99	0	0	128	0	0
42	1	2	71	1	0	100	0	0	129	0	1
43	0	2	72	1	0	101	1	0	130	0	0
44	0	2	73	0	0	102	1	0	131	2	0
45	0	1	74	0	0	103	1	0	132	2	0
46	0	1	75	0	0	104	1	0	133	0	0
47	0	1	76	0	0	105	1	0	134	0	0
48	0	2	77	0	0	106	1	1	135	0	1
49	0	1	78	0	0	107	0	1	136	0	1
50	0	1	79	0	0	108	0	2	137	0	2
51	0	1	80	0	1	109	0	2	138	0	1
52	0	1	81	0	1	110	0	0	139	0	0
53	0	1	82	0	1	111	0	0	140	0	0
54	0	1	83	0	0	112	0	0	141	0	0
55	0	0	84	0	0	113	0	0	142	0	0
56	0	0	85	0	0	114	0	0	143	0	0
57	0	0	86	0	0	115	0	0	144	0	0
58	0	0	87	0	0	116	0	0	145	0	0
59	1	1	88	0	0	117	0	0	146	0	0
60	1	1	89	0	1	118	0	0			
61	2	1	90	0	1	119	0	0			

Betrachten wir zuerst die Tabelle III, so ergiebt eine oberflächliche Betrachtung derselben, dass von einer metameren Anordnung der Ganglienzellen in so fern keine Rede sein kann, als die linke und die rechte Seite des Markes ganz verschieden sich verhalten.

Die 18 obersten Schnitte enthalten links 16 Schnitte mit Ganglienzellen, 2 ohne solche, rechts 5 mit Zellen, 13 ohne solche, die folgenden 49 Schnitte enthalten links 41 Schnitte mit Ganglienzellen, 8 ohne solche, rechts 21 mit Zellen, 28 ohne solche, die letzten 53 Schnitte enthalten links 20 Schnitte mit Ganglienzellen, 33 ohne solche, rechts 36 mit Zellen, 17 ohne solche.

Das macht im Ganzen links 77 Schnitte mit Zellen auf 43 Schnitte ohne solche, und rechts 62 Schnitte mit Zellen auf 58 Schnitte ohne solche.

In der ganzen Serie finden sich nur folgende Fälle, in denen auf beiden Seiten Ganglienzellen vorkommen.

Schnitte 5—9 — 5 Schnitte
» 24—36 — 13 »
» 92—99 — 8 »
» 106—114 — 9

eine nicht erhebliche Zahl, da im Ganzen auf der linken Seite 77 Schnitte mit Zellen sich finden und auf der rechten Seite 62.

Die Tabelle II unterwerfe ich gar keiner näheren Betrachtung, da dieselbe zu wenig Schnitte mit Ganglienzellen enthält und zwar links 43 und rechts 55.

Bei allen diesen Erwägungen ist nun übrigens noch Eines nicht aus den Augen zu lassen, dass nämlich bei Schnitten von 10 μ, wie solche meinen Serien zu Grunde liegen, sehr häufig dieselbe Zelle in 3—4 Schnitten wiederkehrt, wofür beide Tabellen hinreichende Belege bringen. Alle Zahlen, die isolirt unter Nullen vorkommen, wie 1, 2, 3, 4, die zwei-, drei- und viermal sich wiederholen, bedeuten dieselbe Zelle, ja ich habe Zellen gefunden, die selbst fünfmal wieder kamen als Protoplasmagebilde ohne und mit Kern, ohne und mit Pigmenthaufen, ohne und mit Andeutung der kernhaltigen Scheide!

Diesem zufolge geben meine zwei Tabellen kein richtiges Bild von der Gesammtzahl der Zellen der betreffenden Abschnitte des Markes, indem dieselbe zu groß angegeben erscheint. Diesem Missstande wäre leicht abzuhelfen gewesen, wenn ich die einzelnen Zellen numerirt hätte, doch schien mir die Sache nicht wichtig genug, um auch noch Zeit an diese Bestimmung zu wenden.

Zu meinen eigenen Beobachtungen über den Bau der Markganglienzellen mich wendend kann ich im Wesentlichen die Angaben von Conti und Hoche bestätigen, nur stimme ich mit Bezug auf die Größe mit den Angaben von Conti überein, während Hoche an frisch isolirten Zellen viel bedeutendere Größen fand. An meinen Schnitten waren auch die Vorderhornzellen in der Regel größer als die Ganglienzellen. Mit Bezug auf die Lagerung derselben im Rückenmarke verweise ich auf die Fig. 21, die den einzigen von mir beobachteten Fall mit sechs Zellen wiedergiebt. In der Regel lagen die Zellen in den oberflächlichsten Lagen der weißen Substanz, umgeben von den Querschnitten der Nervenfasern derselben (Fig. 22 *A B C*) oder in der Gliahülle des Markes unterhalb der Pia. In seltenen Fällen fand ich die Zellen weiter von der Oberfläche entfernt, so in einem Falle in 0,27 mm Tiefe, dagegen nie in der Nähe der Vorderhörner oder in diesen selbst. Eben so gelang es mir nur selten dieselben in der

Pia selbst zu erkennen. Auch in den vorderen Wurzeln in der Nähe des Markes, wo HOCHE Ganglienzellen fand, gelang es mir nicht, solche zu sehen, doch bekenne ich, hierauf keine besondere Aufmerksamkeit gewendet zu haben. Dagegen kann auch ich bezeugen, dass die Markganglienzellen mit Vorliebe in der Nähe der austretenden motorischen Wurzeln, oder selbst innerhalb derselben sich finden. Das Aussehen der Markganglienzellen ist ganz und gar verschieden von dem der multipolaren Zellen der Vorderhörner, indem ihr Protoplasma ganz homogen und bei der oben angegebenen Behandlung dunkel gefärbt erscheint, während in den großen Zellen der Vorderhörner sehr schöne NISSL-Körner ohne Ausnahme zu sehen sind, die sowohl den Zellkörper einnehmen, als auch eine Strecke weit auf die Fortsätze desselben übergehen. Alle Markganglienzellen haben schöne runde Kerne mit deutlichen Nucleolis, die nicht selten excentrisch liegen und außerdem zeigen viele derselben einen großen bräunlichen Haufen von Pigmentgranulationen. Der Form nach sind die Markganglienzellen meist länglich rund, auch häufig birnförmig und was Fortsätze betrifft, so fand ich an meinen Schnitten, abweichend von den Angaben von HOCHE nicht gerade selten einen oder, allerdings sehr selten, zwei Fortsätze (Fig. 22 *A* und *C*), von denen der eine gabelig gespalten vorkam (Fig 22 *C*). Multipolare Zellen dagegen sah ich nie.

Was nun die kernhaltige Scheide anlangt, so kam dieselbe nur schwierig zu einer guten Ansicht. Die meisten Zellen erschienen so wie die Fig. 22 sie wiedergiebt, höchstens dass, wie bei der linken Zelle der Fig. 22 *B* und bei Fig. 22 *A*, in der Nähe derselben eine größere Zahl von scheinbaren Gliakernen sich fand. Wenn man dann aber solche Zellen durch einen oder zwei Schnitte bis nahe zum Verschwinden des Zellenkörpers verfolgte, so trat an ihre Stelle ein stärkerer Kernhaufen, der schließlich die Zelle ganz verdeckte, und machten die Bilder den Eindruck, als ob dem Zellkörper mehr einseitig eine von Kernen besetzte Hülle anhafte. Den Eindruck jedoch, den die kernhaltige Scheide in Spinalganglien auf den Beobachter bei der großen Mehrzahl der Schnitte macht, geben die Markganglienzellen nie, was auch von den Fig. 5 und 6 von HOCHE, namentlich von der letzteren Figur gesagt werden muss.

Was aus den Ausläufern der Ganglienzellen des Markes wird, ist mir zu beobachten nicht geglückt. Alles was ich in den wenigen Fällen, in denen solche mir zur Anschauung kamen, sah, war, dass die Ausläufer tangential zur Oberfläche des Markes verliefen.

Ziehe ich nun schließlich das Facit aus allem über die CONTI-

Hoche'schen Zellen Bekannten, so komme ich zur Überzeugung, dass diese Elemente unmöglich für einen typischen Bestandtheil des Markes gehalten werden können, dazu ist ihr Vorkommen viel zu unregelmäßig. Dieselben finden sich nur in einem ganz beschränkten Theile des Markes und sind auch in diesem sehr unregelmäßig, bald auf der rechten, bald auf der linken Seite gelagert, auf beiden Seiten ohne alle Gesetzmäßigkeit und im Ganzen spärlich an Zahl. Will man die Markganglienzellen mit einem normalen Bestandtheile des centralen Nervensystems vergleichen, so bieten sich einzig und allein die Zellen der Spinalganglien dar, mit denen sie durch ihr homogenes Protoplasma, ihre wenigen Ausläufer und durch die kernhaltige Scheide übereinstimmen. So aufgefasst müssten dieselben einen peripheren und einen centralen Ausläufer besitzen, welche aber bis jetzt nicht nachgewiesen sind. Doch ließe sich allenfalls ein peripherer Ausläufer hypothetisch annehmen, der mit den vorderen Wurzeln verliefe und irgend wo in einem sensiblen Apparate seinen Anfang nähme. Einem centralen Ausläufer dagegen müsste, wenn er demjenigen der typischen Spinalganglienzellen ähnlich sich verhielte, ein so eigenthümlicher Verlauf zugeschrieben werden, dass es mir unmöglich erscheint, einen solchen Gedanken festzuhalten.

Ich gelange so zur Überzeugung, dass die Markganglienzellen keine besondere Funktion besitzen, sondern nur versprengte, atypisch gelagerte und so funktionsuntüchtig gewordene Elemente der Spinalganglien sind und glaube auch diese Annahme durch die Entwicklungsgeschichte als nicht unwahrscheinlich begründen zu können. Wenn man berücksichtigt, welche Lagerung bei jungen Embryonen die Spinalganglien haben, so wird man es nicht für unmöglich halten können, dass Elemente derselben der Ventralseite des Markes sich anschließen. Bei solchen Embryonen liegen die Spinalganglien anfänglich ganz im Wirbelkanale drin und erstrecken sich an den Seiten des Markes von der Eintrittsstelle der sensiblen Wurzeln bis zur Austrittsstelle der motorischen, ganz dicht an der noch zarten unentwickelten Dura und in größter Nähe des Markes gelegen. In diesem Stadium sind auch die motorischen Wurzeln ungemein kurz (siehe die Fig. 403, 404 und namentlich 405 meiner Gewebelehre 6. Aufl., II, p. 131—133) und erscheint es mir nicht als undenkbar, dass zur Zeit, wo die Ganglienzellen energisch mitotisch sich theilen, eine gewisse Zahl derselben in die vorderen Wurzeln und aus diesen auch oberflächlich in das Mark gelangt. In dieser Weise würde ich auch die in den vorderen Wurzeln in der Nähe der Spinalganglien von SCHÄFFER (Proceedings of the Royal Society, V, p. 348) und von mir (Ber. über die Vers. deutscher Naturforscher in Wien, Sektion für Anatomie 1894) bei der Katze gesehenen vereinzelten Ganglienzellen deuten.

Schlusswort.

Nach der Schilderung der eigenthümlichen oberflächlichen Nervenzellenkerne im Rückenmarke der Vögel und vieler Reptilien erhebt sich nun noch die Frage nach der physiologischen Bedeutung dieser Gebilde. So wichtig es nun auch wäre, hierauf eine Antwort zu geben, so muss ich doch ohne Zögern bekennen, dass es mir bei dem jetzigen Stande der Dinge unmöglich ist, etwas Bestimmtes über die Funktion der betreffenden Kerne auszusagen.

Überlegen wir diese Angelegenheit etwas genauer, so finden wir schon in dem Vorkommen der oberflächlichen segmentalen Markkerne so Eigenthümliches, dass eine physiologische Deutung derselben von vorn herein sehr schwer erscheint. Dieselben fehlen nach meinen Erfahrungen wohl allen Säugethieren, von denen ich nur die Monotremen, Beutler, Edentaten, Nager, Carnivoren, Hufthiere, Wiederkäuer, Pachydermen und Affen nebst dem Menschen nenne. Dagegen dürften dieselben bei den Vögeln allgemein vorkommen, bei denen auf der anderen Seite die Schwierigkeit sich erhebt, dass diese HOFMANN'schen Kerne in der Lumbosacralgegend mit einer ganz besonderen Mächtigkeit auftreten, während sie in der Dorsal- und Halsgegend und im Conus medullaris nur wenig entwickelt sind. Bei den Reptilien finden sich diese Kerne wahrscheinlich bei allen Abtheilungen, zeigen jedoch in keiner Gegend eine besondere Entwicklung. Und was endlich die Amphibien und Fische betrifft, so scheinen die oberflächlichen Markkerne bei den einen Formen vorzukommen, während sie bei anderen noch nicht nachgewiesen sind, doch sind die Verhältnisse derselben hier im Ganzen noch zu wenig festgestellt, als dass diese Abtheilungen bei der uns beschäftigenden Frage weiter in Betrachtung gezogen werden könnten.

Zu diesen vorläufig nicht zu überwindenden Schwierigkeiten gesellen sich nun noch die großen Lücken in unseren Kenntnissen der anatomischen Verhältnisse der betreffenden Zellen. Bei keinem Thiere ist der Verlauf der Achsencylinder derselben bekannt und eben so wissen wir nicht, woher die Endfasern stammen, die in diesen

Kernen die Zellen umspinnen. Auch werden unsere Kenntnisse nach diesen Seiten so lange mangelhaft bleiben, als es nicht gelingt, entweder durch Golgi- oder Methylenblaupräparate hierauf Antwort zu erhalten, oder durch Experimente an Thieren uns Aufklärung zu verschaffen.

Bei dieser Sachlage kann ich auf die folgenden Erwägungen keinen größeren Werth legen, doch mag ich dieselben auch nicht unterdrücken. Vor Allem scheint mir aus der Lagerung der großen Hofmann'schen Kerne bei Vögeln mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit abgeleitet werden zu dürfen, dass dieselben zur motorischen Sphäre des Markes gehören, für welche Beziehungen auch die embryologischen Nachweise der Entwicklung derselben aus dem Ursprungskerne der motorischen Wurzelfasern in die Schranken treten. Da nun ferner an Beziehungen zu den willkürlichen Muskeln nicht zu denken ist, so bliebe von dieser Seite her nur die Möglichkeit, dass die in den fraglichen Kernen entspringenden Fasern zum sympathischen System zählen und sogenannte praeganglionic fibres von Langley (praecellulare, wie ich sie nannte) darstellen, d. h. centrifugal wirkende Fasern, die durch die weißen Rami communicantes zu den sympathischen Ganglien sich begeben und auf deren Zellen wirken.

Wäre eine solche Hypothese einer Würdigung werth, so müsste weiter nachgewiesen werden, 1) dass bei den Vögeln alle Spinalnerven solche motorischen sympathischen Fasern I. Ordnung abgeben, was bekanntlich nach Langley und Anderson und nach Anderen bei gewissen Säugethieren nicht der Fall ist und 2) gezeigt werden, wie es kommt, dass bei den Vögeln die fraglichen Kerne in der Lumbosacralgegend so ungemein groß sind. Hier könnte möglicherweise der immer noch räthselhafte und auffallend wenig beachtete unpaare Eingeweidenerv von Remak eine Rolle spielen.

Eine andere Möglichkeit wäre die, dass die oberflächlichen Markzellen gar nicht mit den motorischen Wurzeln zusammenhängen, sondern zu der ventralen Kreuzungskommissur in Beziehung stehen, mit welcher Deutung die oben mitgetheilten wenigen Beobachtungen von Ramón und v. Lenhossék an Golgi-Präparaten sich vereinen ließen und eben so die ganz großartige Entwicklung dieser Kommissur in der Lumbosacralgegend der Vögel. Einen physiologischen Ausdruck für eine solche Annahme zu geben, wäre ich jedoch nicht im Stande und so will ich für einmal mich mit den wenigen gemachten Andeutungen begnügen, in der Hoffnung, dass weitere Untersuchungen mit der Methode von Golgi bei Embryonen und jungen Geschöpfen, mit denen ich eben beschäftigt bin, bald sichere Resultate liefern werden.

Würzburg, am 25. März 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen, die für alle Figuren gelten:

A.r, Arachnoidea;
A.v, Arcus vertebrae;
C.c, Canalis centralis;
C.v, Commissura ventralis;
C.v.o, Canalis vertebralis osseus;
Ch, Chorda dorsalis;
Cp.v, Corpus vertebrae;
D, Dura mater;
E, Ependymzellen;
F.d, Fasciculus dorsalis, Hinterstrang;
F.v, Fasciculus ventralis, Vorderstrang;
Gl.d, Glia dorsalis;
Gl.d', Entwicklungsstadium der Glia dorsalis;
Gsp, Spinalganglion;
Gs, sympathisches Ganglion;
HGr, Hofmann'scher Großkern;
HGr', Anlagen solcher;
HKl, Hofmann'scher Kleinkern;
HKl', Anlagen solcher;
HZ, Zellen von Conti und Hoche;
Lig.d, Ligamentum denticulatum;
Lig.d', Anlage desselben;
L.gr.v, Lamina grisea ventralis, Vorderhorn;
L.gr.d, Lamina grisea dorsalis, Hinterhorn;
Mk, Ursprungskern der motorischen Wurzel;
Msp, Rückenmark;
Mg, Anlage der Meningen;
MZ, isolirte motorische Zellen;
N.sp, Nervus spinalis;
Ns, Nervus sympathicus;
P, Pia mater;
Rm, Radix motoria;
Rs, Radix sensibilis;
Sulc.d, *S.rh* Sulcus dorsalis (Sinus rhomboidalis;
Sulc.v, Sulcus ventralis;
Sv, Septum ventrale;
Sd, Septum dorsale;
Vc, Vertebra cartilaginea;
Wl, Wirbelloch;
Wb, Wirbelbogen.

Tafel VIII.

Fig. 1—6. Aus dem Rückenmark eines Hühnchens von zehn Tagen.

Fig. 1. Segment eines Querschnittes aus der Gegend des linken Vorderhorns. Präparat 53. Schnitt 600. Vergr. 300/1. Mäßig entwickelter Hofmann-scher Großkern.

Fig. 2. Das ganze Rückenmark mit seinen Hüllen. Die Anlagen beider Hofmann'scher Großkerne sichtbar. Nr. 86, Schnitt 917. Vergr. 75/1.

Fig. 3. Segment eines Querschnittes des Markes in der Gegend eines rechten Hofmann'schen Großkernes. Nr. 87, Schnitt 922. Vergr. 275/1.

Fig. 4. Etwas mehr als die Hälfte des Markes mit einem Theile des knorpeligen Wirbelkörpers, den Nervenwurzeln und Ganglien mit Hofmann'schem Kleinkerne. Nr. 44, Schnitt 542. Vergr. 90/1.

Fig. 5. Segment eines Querschnittes des Markes aus der Caudalgegend mit HOFMANN'schem Kleinkern. Nr. 102, Schnitt 1199. Vergr. 375/1.

Fig. 6. Querschnitt der ganzen Schwanzgegend mit Wirbel, Mark mit zwei HOFMANN'schen Kleinkernen, Spinalganglien, Muskeln und Federanlagen. Nr. 103. Schnitt 1334. Vergr. 28/1.

Tafel IX.

Fig. 7. HOFMANN'scher Großkern aus dem Marke eines Huhnes von der rechten Seite mit dem angrenzenden Lig. denticulatum und der ventralen Ecke des Markes. Präparat Nr. 44. Vergr. 235/1.

Fig. 8. Querschnitt durch das Mark und einen Wirbel der Lumbosacralgegend eines Hühnerembryo von 15 Tagen. Nr. 53. Vergr. 31/1. Zwei in Entwicklung begriffene HOFMANN'sche Großkerne.

Fig. 9. Querschnitt der linken ventralen Ecke des Markes eines Huhnes mit einem Kleinkerne und dem Lig. denticulatum. Nr. 46. Vergr. 185/1.

Fig. 10. Querschnitt des Rückenmarks eines Huhnes aus der Dorsalgegend mit beiden HOFMANN'schen Kleinkernen und dem Lig. denticulatum. Ser. II, Nr. 75. Vergr. 28/1.

Fig. 11 *A*. Zellen des HOFMANN'schen Großkerns Nr. 7, vom Huhne. 1/460.

Fig. 11 *B*. Zellen des Längsschnittes eines Großkerns der Taube. 1/460.

Tafel X.

Fig. 12. Querschnitt des Rückenmarks einer Taube aus dem Sacraltheile. Ser. II, Schnitt 31. Vergr. 20/1. Mächtig entwickelter Sulcus dorsalis (Sinus rhomboidalis) mit dem eigenthümlichen Gliagewebe. Rückenmark mit zwei nur durch die Commissura ventralis vereinten Hälften und beiden HOFMANN'schen Großkernen.

Fig. 13. Nahezu dieselbe Gegend des Rückenmarkes des Huhnes mit zwei HOFMANN'schen Großkernen und den Lig. denticulatum. Schnitt 26. Verg. 21/1.

Fig. 14. Lumbosacralmark der Taube, weiter unten als Fig. 12. Ser. II, Schnitt 20. Vergr. 21/1. Beide Großkerne deutlich. Sulcus dorsalis kleiner. Gliagewebe in demselben weniger entwickelt.

Fig. 15. Querschnitt des Markes des Huhnes weiter oben als Fig. 13, sonst mit denselben Theilen. Schnitt 45. Vergr. 13/1.

Fig. 16. Querschnitt des Lumbosacralmarkes der Taube. I, Schnitt 7, weiter oben als Fig. 12. Mit schöner Entwicklung der HOFMANN'schen Großkerne und der Zellen der grauen Substanz. Vergr. 42/1.

Tafel XI.

Fig. 17. Querschnitt des Markes einer jungen Eidechse, *Lacerta agilis*, von 3½″, 172/1 mit einem Kleinkerne.

Fig. 18. Frontaler Längsschnitt des Rückenmarkes und Annexa aus der Gegend von vier oberen Halswirbeln eines Hühnchens von 15 Tagen zur Demonstration der segmentalen Anordnung der HOFMANN'schen Kleinkerne. Schnitt 12. Vergr. 20/1. Links sind zwei Kleinkerne zu sehen, rechts drei, und der vierte andeutungsweise in der abgehobenen Pia.

Fig. 19. Ein solcher Kleinkern und Annexa des Markes. Vergr. 150/1.

Fig. 20. HOFMANN'scher Großkern am Marke eines Hühnerembryo von fünf Tagen. Nr. 42. Vergr. 140/1.

Fig. 21. Ein Theil eines Querschnittes des Rückenmarkes eines Hingerichteten aus der unteren Lendengegend. III. Serie, Schnitt 7. Vergr. 23/1. Sechs Markganglienzellen (CONTI, HOCHE) sind in den oberflächlichen Theilen des linken ventralen Stranges sichtbar.

Fig. 22. Markganglienzellen (CONTI, HOCHE) aus dem menschlichen Lendenmark. Vergr. 350/1. *A*, eine Zelle mit Axon? aus der III. Serie Nr. 3; *B*, vier Zellen mit schönen Kernen aus der II. Serie Nr. 3; *C*, zwei Zellen aus der III. Serie Nr. 4; die eine mit zwei Anlagen von Fortsätzen und einem Pigmenthaufen.

Tafel XII.

Fig. 23. Querschnitt des Halsmarkes eines Alligator. Präparat von Prof. GASKELL, Vergr. 13/1, mit den beiden Kleinkernen.

Fig. 24. Rechter Kleinkern vom Alligator der Fig. 23. Vergr. 180/1.

Fig. 25. Frontaler Längsschnitt der Wirbelsäule und des Lumbosacralmarkes der Taube in der Gegend des Sinus rhomboidalis aus zwei Schnitten kombinirt mit zehn Paaren HOFMANN'scher Großkerne, von denen der zweite bis siebente der Gegend des Sinus entsprechen, der erste oberhalb desselben, und der achte bis zehnte unterhalb desselben ihre Lage haben. Vergr. 6/1.

Fig. 26. Ein Theil des Rückenmarkes eines jungen *Siredon*. Vergr. 180/1. Zwei birnförmige Zellen oberflächlich in der weißen Substanz des Seitenstranges, die einem Kleinkerne entsprechen. REISSNER's Faden im Centralkanale.

Fig. 27. Ein Theil eines Querschnittes des Markes von *Proteus anguineus*. Vergr. 180/1. Zwei Kerne und eine birnförmige Zelle, die einen Kleinkern darstellen. Pia mit ventralen, dorsalen und lateralen Gefäßen.

Fig. 28. Querschnitt des Canalis vertebralis eines Lumbosacralwirbels und des Rückenmarks der Taube. Serie I, Schnitt 2. Vergr. 19/1. Ligamentum denticulatum rechts, beide HOFMANN'schen Großkerne sichtbar. Links Foramen intervertebrale mit beiden Nervenwurzeln und dem Ganglion spinale.

Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte des Polystomum integerrimum Rud.

Von

Richard Goldschmidt.

(Aus dem Zoologischen Institut Heidelberg.)

Mit 11 Figuren im Text.

Im letzten Heft des Archives de Biologie veröffentlichte H. Halkin eine ausführliche Untersuchung über Eireifung, Befruchtung und Entwicklung von *Polystomum integerrimum*[1], die mich zu nachstehenden kurzen Mittheilungen veranlasst, da ich mich gleichzeitig und unabhängig von diesem Autor mit der Untersuchung jenes Gegenstandes befasst habe. Eine ausführliche Darstellung meiner Resultate, so weit sie die Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung beim Embryo betreffen, wurde in den ersten Tagen des November, also einige Zeit vor dem Erscheinen von Halkin's Arbeit dieser Zeitschrift zur Veröffentlichung übergeben[2]. Es soll desshalb auf diesen Theil von Halkin's Untersuchungen hier nicht näher eingegangen werden. Ich bemerke nur, dass unsere Befunde in manchen wichtigen Punkten übereinstimmen, dass ferner einige der Resultate des belgischen Forschers in willkommener Weise Lücken meiner Darstellung ergänzen, dass aber in mehreren wesentlichen Punkten unsere Befunde differiren. Auf die Einzelheiten werde ich in einem Zusatz zu meiner Arbeit im Zusammenhang eingehen.

Hier möchte ich nur einige Mittheilungen über die Furchung und die Vorgänge, die als Gastrulation zu deuten sind, machen. Halkin gewann auf dem gleichen Wege, den auch ich eingeschlagen habe, nämlich durch Rekonstruktion von Schnittserien, einen Einblick in die außerordentlich merkwürdigen Furchungsvorgänge. Zellenweise konnte er die Furchung bis zu einem sechszelligen Stadium verfolgen, außerdem bildet er ein Sieben- und Elf-Zellenstadium ab und einige Schnitte durch ältere Stadien. »Wenn die Zahl der Blastomeren zehn oder zwölf geworden ist, wird es unmöglich, die Zellen auf den Schnitten zu verfolgen und zu zählen.« Ferner wird angegeben, dass später, wenn sich die Zahl der Zellen vermehrt hat, die Zellgrenzen nicht mehr zu erkennen sind und nur durch die Kerne auf die Lage der Zellen geschlossen werden kann. Ich kann diesen letzteren Angaben nicht zustimmen. Denn erstens ist es ohne große Schwierigkeiten möglich, die Zellen bis zu einem Stadium von über 50 Zellen zu zählen und ferner werden die Zellgrenzen zu keiner Zeit undeutlich, sondern sind selbst dann, wenn der Embryo sich bereits gestreckt hat und länglich nierenförmig geworden ist, deutlich zu sehen. Im Gegentheil besitzen sogar in meinen Präparaten die Zellen die Neigung aus einander zu weichen — jedenfalls in Folge des Schneidens — wodurch spaltenförmige Räume zwischen ihnen entstehen, die ihre Gestalt noch besser hervortreten lassen. Die Abbildungen, die Halkin von späteren Furchungsstadien und dem nierenförmigen Embryo giebt, lassen jedenfalls darauf schließen, dass ihm von diesen Stadien nicht ganz genügende Präparate vorlagen.

---

[1] H. Halkin, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*. Arch. de Biol. T. XVIII. Fasc. II. 1901.

[2] Diese Zeitschr. Bd. LXXI. p. 397.

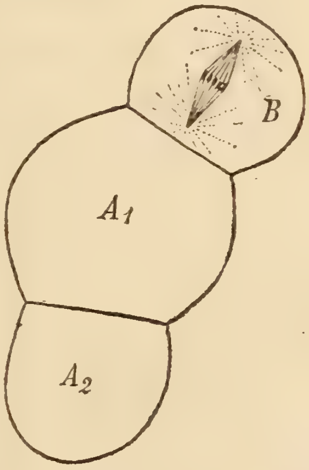


Fig. 1.

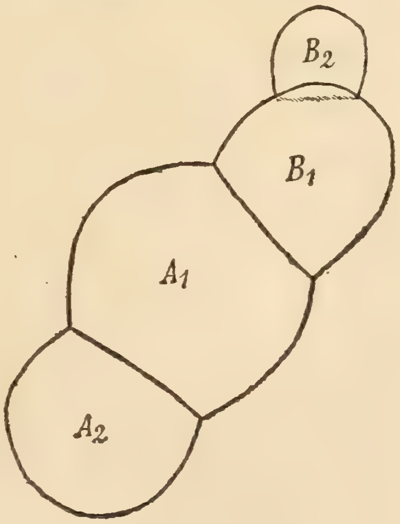


Fig. 2.

Die Bildung der ersten sechs Furchungszellen fand ich eben so, wie Halkin angiebt. Die Eizelle theilt sich zunächst in zwei ungleiche Zellen, eine größere (A) und eine kleinere (B), von denen sich die erste wieder theilt und nach der B gegenüberliegenden Seite eine kleinere Zelle entstehen lässt; die größere heiße A_1, die kleinere A_2 (Fig. 1). Diese drei Zellen liegen nicht genau in einer Geraden hinter einander, sondern bilden zusammen einen schwachen Bogen. Noch bevor die Zellen A_1 und A_2 völlig zur Ruhe zurückgekehrt sind, theilt sich B und lässt ebenfalls an ihrer A_1 abgewandten Fläche eine kleine Zelle hervorgehen. Es sei wieder die größere Zelle B_1, die kleinere B_2 genannt (Fig. 2). Die vier Zellen liegen also in einer Reihe hinter einander, wenn auch nicht in einer Geraden, wie das Profilbild in Fig. 2 zeigt. Die sehr kleine Zelle B_2 ist besonders bemerkenswerth; sie bleibt nämlich bis in ziemlich späte Furchungsstadien ungetheilt, und nimmt immer ihren typischen Platz ein, worauf auch Halkin hinweist. Nunmehr schnürt B_1, nicht wie Halkin meint A_1, eine größere Zelle ab, die aus der Linie, in welcher die vier Zellen annähernd lagen, heraustritt und sich zwischen ihre Mutterzelle B_1 und A_1 lagert. So entstehen die Zellen B_{11} und B_{12}. Indem fast gleichzeitig die Zelle A_2 in zwei

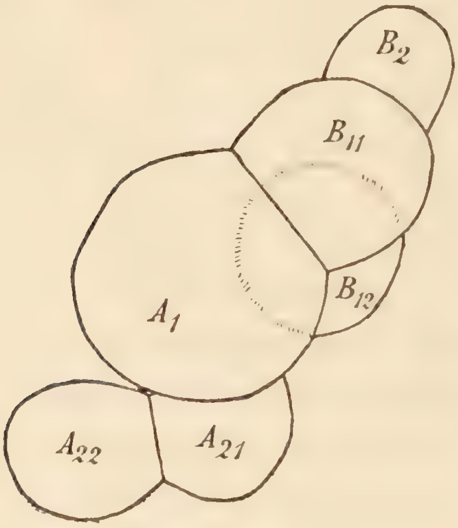


Fig. 3.

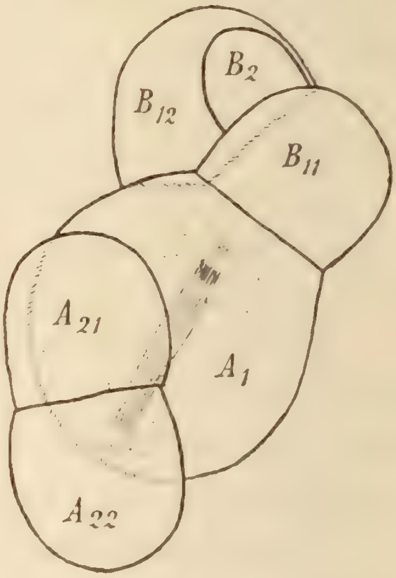


Fig. 4.

gleich große Tochterzellen zerfällt, entsteht das Sechs-Zellenstadium (Fig. 3). Fig. 4 zeigt das gleiche Stadium in etwas anderer Ausprägung und von einer anderen Seite gesehen. Nunmehr theilt sich B_{12} in eine größere Hälfte B_{121} und eine kleinere B_{122}, während sogleich auch A_1 die Theilung beginnt, wie die Spindel in Fig. 4 verräth. Von den beiden nunmehr entstandenen, etwa gleich großen Zellen bleibt nur die eine, nämlich die an A_{21} grenzende in der ursprünglichen Reihe von B_2 über B_{11} nach A_{21} liegen — sie heiße A_{11} — während die andere, A_{12}, in eine andere Ebene rückt, und zwar die gleiche Ebene, in der die Zelle A_{22} liegt. Es ist somit der merkwürdige Fall eingetreten, dass bei der Theilung der Zelle A_1 die Zelle, die an dem der Zelle B_{11} abgewandten Pole entstand nach der Theilung an B_{11} stößt, während die Zelle, die an dem B_{11} zugekehrten Pole entstand, nämlich A_{12} von der Berührung mit B_{11} in der Richtung von B_2 nach A_{21} abgedrängt wird, und zwar dies, obwohl die Theilungsspindel von A_1 genau in dieser Richtung stand. Verständlich ist dies nur, wenn nach der Theilung umfangreiche Verschiebungen stattgefunden haben. Ihr thatsächliches Auftreten wird durch einen Vergleich der Fig. 5 und 6, die ein solches Acht-Zellenstadium darstellen, bewiesen. In Fig. 5 ist die Theilung so eben vollzogen, wie die Bilder der Kernrekonstruktion beweisen, und die Zelle A_{12} grenzt an B_{11}, wie es nach der Lage der Theilungsspindel eintreten musste. Aber schon sehen wir, dass die Zelle B_{11} sich ein wenig über A_{12} hinweggeschoben hat, wenn sie auch mit A_{11} noch keinerlei Berührung hat. Vollzogen ist aber dieser Verlagerungsprocess in dem in Fig. 6 wiedergegebenen Ei. Dieses ist etwa von der gleichen Seite gesehen wie Fig. 3, während seine Verschiebung um etwa 90° gegen Fig. 5 am besten aus der Lage der beiden Zellen A_{21} und A_{22} zu entnehmen ist. Hier hat nunmehr A_{11} volle Berührungsfläche mit B_{11} gewonnen, während A_{12} aus der Reihe herausgedrängt worden ist. Es ist dieser Vorgang so ausführlich geschildert worden, weil er überaus charakteristisch für die Furchung von *Polystomum* ist, bei der solche Verschiebungen eine große Rolle spielen.

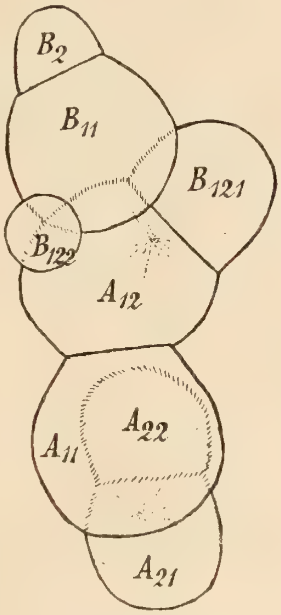


Fig. 5.

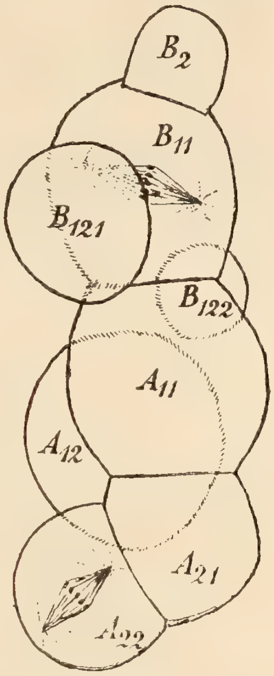


Fig. 6.

Aus Fig. 6 ist auch zu ersehen, dass sich nunmehr A_{22} und B_{11} theilen. A_{22} zerfällt in zwei etwa gleich große Tochterzellen; B_{11} schnürt nur eine kleinere Zelle B_{112} ab, die Hauptmasse dagegen bleibt als B_{111} in der alten Lage. Von diesem Zehn-Zellenstadium besitze ich ein sehr interessantes Präparat, welches in Fig. 7 abgebildet ist. Bemerkenswerth ist es desshalb, weil sich hier alle vorhandenen Zellen eng zusammengeschlossen haben und ein Furchungsbild von charakteristischer Form geben. Während die Zellen B_2, B_{111}, A_{11} und A_{21} ihre Lagebeziehungen beibehalten, schließen sich die beiden Tochterzellen von A_{22}, nämlich A_{221} und A_{222} eng an A_{21} an und sind zu gleicher Zeit mit A_{12} in innige Berührung gekommen[1]. A_{12} trägt eben so wie in Fig. 5 die Zelle B_{121}, und zwischen diese und

---

[1] Kontouren von Zellen, die von anderen darüberliegenden verdeckt werden, wie auch ganze verdeckte Zellen, sind in den Figuren gestrichelt wiedergegeben.

B_{111} legen sich die beiden kleinen Zellen B_{112} und B_{122}. Ein Vergleich mit den vorhergehenden Stadien zeigt ohne Weiteres, in welchem Maße hier eine Selbstordnung der Furchungszellen stattgefunden hat.

Wir haben die Vorgänge der Furchung bis hierher zellenweise verfolgt, um zu zeigen, dass sie in durchaus geregelter Weise verläuft und eine jede Zelle ihre bestimmte Herkunft hat. Es ist nöthig dies zu betonen, weil das äußere Aussehen der Furchungsstadien ein sehr verschiedenes ist. Zu erklären ist dies so, dass oft Zellen, die im Begriff sind sich zu theilen, aus dem Verbande heraustreten und erst nach vollendeter Theilung wieder in regelmäßige Beziehungen zu den umliegenden Zellen treten. Erläutert mag dies sein durch

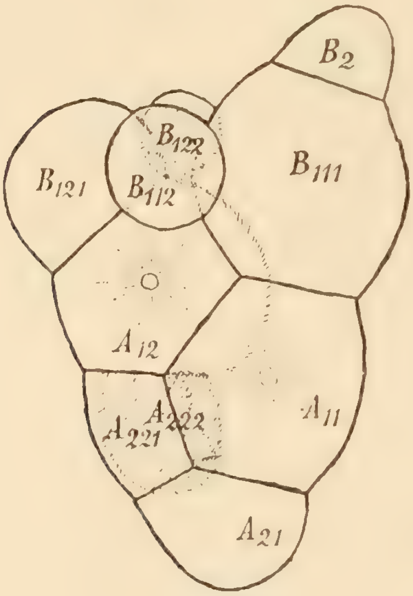


Fig. 7.

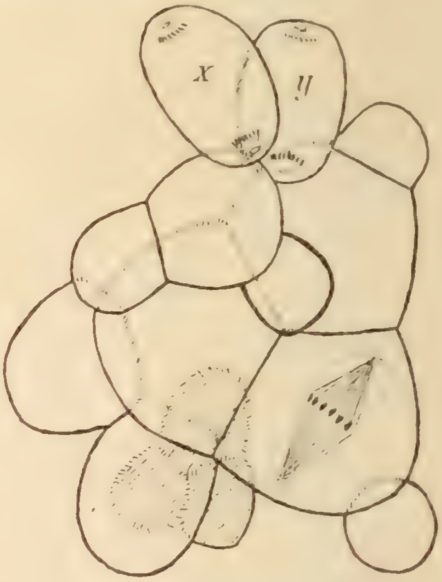


Fig. 8.

Fig. 8, einem 15-Zellenstadium, welches die sich theilenden peripheren Zellen x und y in ihrer unabhängigen Lage zeigt. Es spielen eben, wie schon mehrmals bemerkt, Verschiebungen von Furchungszellen eine große Rolle. Es ist übrigens die Regelmäßigkeit in der Entstehung der einzelnen Zellen nicht so wörtlich aufzufassen, als ob auch die Reihenfolge der Theilungen immer genau eingehalten würde. So kann ich z. B. meist noch in einem Stadium von 17 Zellen die Zelle B_2 in ihrer typischen Lage und ungetheilt finden, während ich einmal bereits auf einem Zwölf-Zellenstadium in ihr eine Spindel sah.

Der weitere zellenweise Verfolg der Furchung lässt sich noch etwa bis zu 16 Zellen durchführen, wird aber dann unmöglich, einmal wegen der Verschiebungen und sodann weil die Rekonstruktionen der Schnittserien nicht mehr genügende Sicherheit bieten, wenn die Zellen eine gewisse Kleinheit erlangt haben. Es hätte übrigens auch keinen großen Werth dies durchzuführen, da es späterhin doch unmöglich ist, festzustellen, was aus den einzelnen Zellen wird. Wir müssen uns also darauf beschränken, für die weiteren Furchungsvorgänge das Charakteristische anzugeben.

Werfen wir nochmals einen Blick auf das Zehn-Zellenstadium in Fig. 7, so fallen uns drei Punkte auf, die für die weitere Entwicklung von Belang sind, nämlich die dreieckige Form des Embryo, dann die gegenseitige Lagebeziehung der drei großen Zellen B_{111}, A_{11}, A_{12}, und schließlich die Anordnung der kleineren Zellen um diese drei großen Furchungskugeln. Was den ersten Punkt betrifft, so ist er auch HALKIN auf seinen Schnitten aufgefallen, die jedenfalls einem solchen oder nicht viel älteren Stadium entstammen, wenn es auch diesem Autor nicht möglich war, die Zellgrenzen und somit die Zahl der Zellen zu bestimmen. »Cependant« heißt es dort »bientôt un peut remarquer un fait constant: c'est l'apparence trilobée des coupes. Il existe manifestemment une partie moyenne proéminante et des masses latérales, qui semblent marquer une espèce d'épibolie. Toutefois le protoplasme de toute la masse a le même aspect; les noyaux bi- ou trilobés, très inégaux en volume semblent irrégulièrement répartis sans distinction de zone et on trouve çà et là au centre de l'embryon surtout, quelques cellules très grandes en voie de division . . .« Ich möchte über diese Dreilappigkeit des Embryo noch bemerken, dass sie auf so jungen Stadien wie hier bei zehn Zellen gewöhnlich nicht so scharf hervortritt und das in Fig. 7 abgebildete Ei ein besonders günstiges Objekt darstellt. Auf späteren Stadien allerdings lässt sie sich meistens erkennen, wie Fig. 8 zeigt.

Ein weiterer Punkt von Interesse ist sodann die Lage der drei größten Zellen B_{111}, A_{11}, A_{12} in Fig. 7. Diese Zellen bleiben nämlich die größten des Embryo und behalten ihre gegenseitige Lage im Centrum des Keimes noch lange bei. Zwar theilen sie sich unaufhörlich, geben jedoch immer nur kleinere Zellen nach der Peripherie ab. Fig. 8 zeigt sie z. B. noch in ihrer typischen Lage in einem 15-Zellenstadium. Später zerfallen sie allerdings in eine beschränkte Anzahl größerer Zellen, die sich auch dann noch durch ihre centrale Lage als ihre Descendenten erweisen (s. u.).

Ein dritter bemerkenswerther Punkt ist schließlich das Verhältnis der neugebildeten kleineren Zellen zu den drei großen und zu der ursprünglichen Reihe von B_2 nach A_{21} (s. das Vierzellenstadium Fig. 2). Die neugebildeten Zellen liegen nämlich immer auf einer Seite der besagten Reihe, der Seite, welche durch die Lage von A_{12} gekennzeichnet ist. Fig. 7 zeigt dies deutlich, dessgl. Fig. 8 vom 15-Zellenstadium. Während in dem Zehn-Zellenstadium aber die kleineren Zellen sich nur in einer Richtung des Raums auflagern, bedecken sie später, wie schon Fig. 8 zeigt, die großen Zellen auf drei Seiten, so dass letztere nur mit einer Seite frei nach außen ragen, nämlich der in der Figur nach rechts liegenden. Dies aber ist von größter Bedeutung; denn es lässt uns den Process der Neubildung von Zellen in der weiteren Entwicklung als eine — wenn auch eigenthümlich verlaufende — Epibolie erscheinen.

Sehen wir also, um dies zu erweisen, wie sich die Entwicklung weiter gestaltet. Die im Centrum liegenden großen Zellen theilen sich unaufhörlich und geben kleinere Zellen nach der Peripherie ab, die sich selbst wieder weiter theilen. Die oben bezeichnete Seite der großen Zellen bleibt aber noch frei. Zunächst ist keine besonders regelmäßige Anordnung der kleinen Zellen zu sehen. Bald aber erhalten wir auf gut orientirten Schnitten — die wegen der Unmöglichkeit einer absichtlichen Orientirung sehr selten sind — Bilder von einer gewissen Regelmäßigkeit, die vor Allem den Vorgang der Epibolie ziemlich deutlich hervortreten lassen. Fig. 9 stellt uns einen annähernd sagittalen Schnitt durch einen Embryo von 30 Zellen dar. Die regelmäßige Anordnung der äußeren kleinen Zellen um die centralen größeren erhellt ohne Weiteres. Zellen von der Größe der als *a* und *b* bezeichneten sind sechs vorhanden, die sämmtlich im Centrum des Ganzen liegen. Auf der einen Seite ist der Embryo wieder frei von kleineren Zellen; fassen wir den ganzen Entwicklungsvorgang als Epibolie auf, so müssen wir diese Stelle als dem

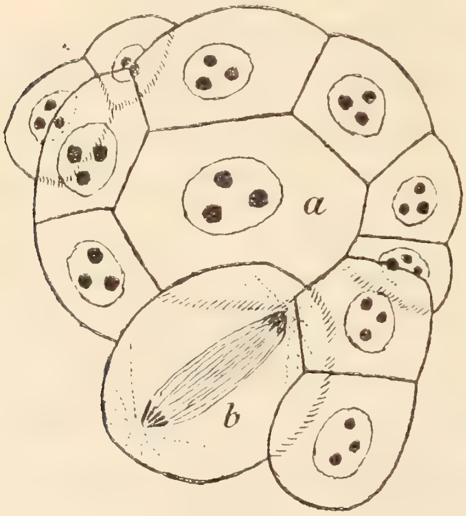


Fig. 9.

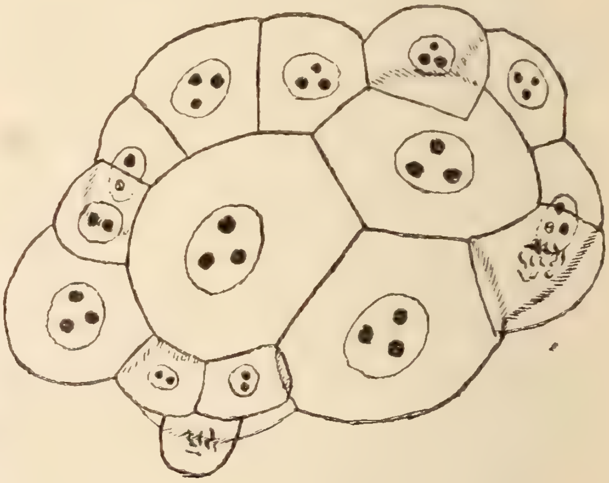


Fig. 10.

Blastoporus entsprechend betrachten. Eine gewisse bilaterale Symmetrie ist bereits vorhanden, so dass wir den abgebildeten Schnitt als Längsschnitt bezeichnen können.

Ein ganz ähnliches Bild zeigt uns der in Fig. 10 abgebildete Schnitt durch einen wiederum etwas weiter entwickelten Embryo von 52 Zellen. Auch hier giebt uns der Vergleich mit den übrigen Schnitten das Recht von einem sagittalen Längsschnitt zu reden. Die Umwachsung der großen Zellen durch die kleinen, peripheren ist deutlich zu erkennen und die centrale Lage der ersteren besonders typisch.

Nunmehr beginnt der Embryo sich zu strecken und die Form anzunehmen, die Halkin als nierenförmig bezeichnet. Die großen Zellen werden nach allen Seiten hin von kleinen überlagert, die sich auch zwischen sie schieben, so dass sie von einander getrennt werden. Wir erhalten so schließlich einen Embryo, wie ihn uns Figg. 11 *a*, *b*, *c* in drei auf einander folgenden sagittalen Längsschnitten zeigen. Die Form ist wie gesagt nierenförmig, was durch eine Einbuchtung auf der einen Seite bedingt wird. Die äußere Bedeckung wird durch eine ungleichmäßige, nicht zu einem richtigen Epithel zusammenschließende Schicht meist kubischer Zellen gebildet. Hier und da aber sieht man ihnen langgestreckte und platte Zellen aufgelagert (z. B. bei *). Es sind dies jedenfalls bereits die Zellen, die später als kontinuirliche Schicht den Embryo überziehen und sein Wimperkleid darstellen, wie es bei Halkin näher geschildert ist. In der äußeren Schicht fällt noch die mit *z* bezeichnete Zelle auf, welche eigenartig aus dem Embryo hervorragt und auch an anderen Embryonen dieses Stadiums angetroffen wird. Ich möchte der Vermuthung Ausdruck geben, dass diese Zelle den vorderen Pol des Embryo kennzeichnen

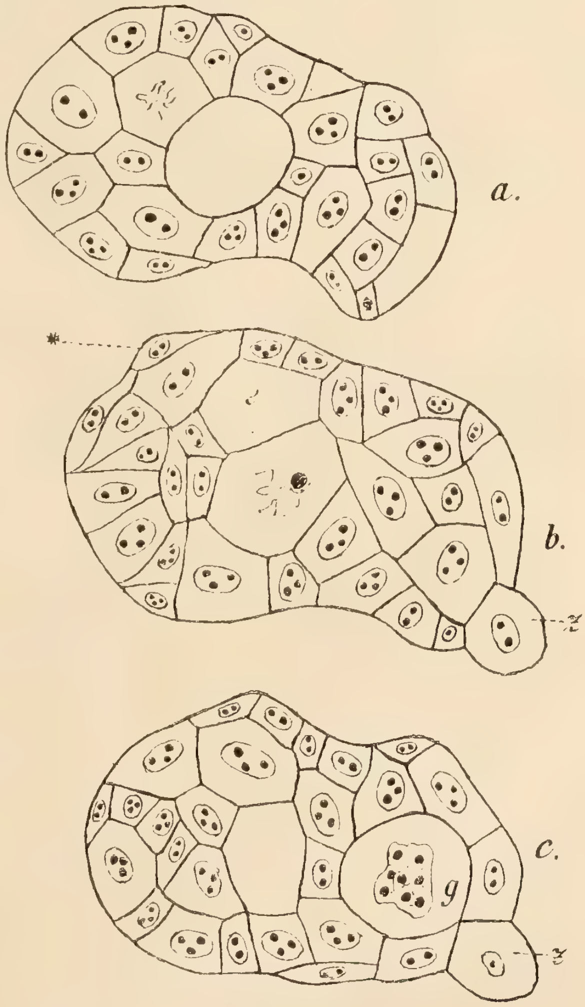


Fig. 11.

könnte und vielleicht die bei der freischwimmenden Larve so typisch ausgebildete scheitelständige Wimperzelle darstellt. Es liegt auch nahe, nach Beziehungen zu der bei der Furchung so auffallenden Zelle B_2 zu suchen; es bleiben dies aber bloße Vermuthungen.

Das Innere des Embryo wird zum Theil von Zellen ausgefüllt, die sich von den äußeren in nichts unterscheiden, ferner aber bemerken wir wieder eine Anzahl von bedeutend größeren Zellen, wie sich auf allen abgebildeten Schnitten erkennen lässt. Besonders regelmäßig finde ich die Zelle *z* im Schnitte *c* vor. Diese Zellen liegen annähernd in der Mittellinie des Embryo. In den abgebildeten Schnitten erscheinen die Verhältnisse ein wenig verschoben, weil die Schnitte nicht genau sagittal verlaufen, vielmehr so, dass die Medianebene für die hintere (?) Hälfte des Embryo zwischen Schnitt *a* und *b*, für die vordere Hälfte aber zwischen *b* und *c* verläuft.

Auffallend ist nun noch die Einbuchtung, die, wenn wir den Vergleich mit einer Niere beibehalten wollen, deren Hilus entspricht. Halkin, der auch Schnitte durch dieses Stadium abbildet, die aber im Wesentlichen nur die äußere Form erkennen lassen, da er ja keine Zellgrenzen erkennen konnte, schließt gerade aus dem Vorhandensein dieser Ausbuchtung auf eine Art von Epibolie: »Ce qui me fait croire à un processus comparable à l'épibolie, c'est ce fait, que l'on trouve . . . . un stade constant. A ce moment l'embryon a à peu près la forme d'un rein (Fig. 41 *b*, 42) . . . .; une symmétrie bilatérale est maintenant bien marquée . . . . Un bourrelet antérieur et un postérieur indiquent encore le chevauchement des lobes indiqués plus haut. En coupe transversale les bourrelets latéraux montrent que le même phénomène a dû se produire sur les côtés.« Dieser Ansicht des belgischen Forschers kann ich vollkommen beistimmen und glaube, dass sie durch meine Präparate von diesen, wie auch der früheren Stadien wesentlich gestützt wird. Ich brauche in dieser Beziehung nur auf die Fig. 11 *a* hinzuweisen, die wohl die Berechtigung dieser Ansicht genügend erläutert. Ich komme also, eben so wie Halkin, zum Schlusse, dass die Entwicklungsvorgänge bei *Polystomum* bis zur Ausbildung der äußeren Hülle von platten Zellen als eine — in nicht sehr prägnanter Weise verlaufende — epibolische Gastrulation aufzufassen ist.

Ist diese Auffassung aber richtig, so ist sie nicht ganz ohne Belang für die Frage nach dem Verhalten der Keimblätter spec. des Ektoderms bei den Trematoden. Bei *Polystomum* kann man in der Entwicklung, weder so weit wir sie hier verfolgt haben noch weiterhin von Keimblättern reden. Das Einzige, was dazu veranlassen könnte, wäre das Auftreten der äußeren Schicht von platten Zellen, die zum Theil das Wimperkleid der Larve bilden, zum Theil deren Cuticula (HALKIN). Falls nun diese larvale Cuticula in die des ausgebildeten Thieres übergehen sollte[1], so kann bei der Annahme einer Epibolie dies nicht dazu verwerthet werden, die Ansicht zu stützen, dass die Cuticula der Trematoden ihr Ektoderm darstelle. Falls aber die larvale Cuticula bei der Einwanderung der jungen Polystomen in die Kiemenhöhle der Kaulquappen abgeworfen wird, so kann dies andererseits nicht für die Annahme eines vollständigen Fehlens des Ektoderms bei den ausgewachsenen Trematoden verwandt werden. Denn diese äußerste Schicht stellt eben dann nicht das Ektoderm dar, sondern nur eine von ihm sich absondernde embryonale Hülle, d. h. so weit man eben überhaupt hier von Ektoderm reden kann. Aus der Entwicklung des *Polystomum integerrimum* lässt sich also jedenfalls kein Einwand gegen die BLOCHMANN'sche Auffassung der Epidermis bei den Trematoden entnehmen.

Heidelberg, Januar 1902.

---

[1] Es liegen hierüber noch keine Angaben vor. Ich habe aber gefunden, dass die äußere Hülle der Larven sich besonders beim Konserviren sehr leicht abhebt, was vielleicht dafür spricht, dass sie später abgeworfen wird.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden.

I. Die Entwicklung von Ammothea echinata Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform.

Von

Dr. Johannes Meisenheimer.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XIII—XVII und 12 Figuren im Text.

Die Pantopoden bilden eine jener Thiergruppen, die trotz verhältnismäßig starker Gliederung in Genera und Species eine außerordentliche Einheitlichkeit und Abgeschlossenheit der Organisation gegenüber allen übrigen Thierformen aufweisen und so eine etwas isolirte Stellung im Systeme einnehmen, in so fern die verwandtschaftlichen Beziehungen zum Hauptstamme, dem sie entsprossen sind, nur schwer noch zu erkennen sind. Völlig zweifellos ist es wohl, dass die Pantopoden Arthropoden sind, eben so ist es fast unbestritten, dass sie weit näher Crustaceen und Arachnoiden als den Tracheaten stehen, und erst bei der näheren Bestimmung des Verwandtschaftsgrades traten die Schwierigkeiten auf. Bald schienen Entwicklung und Organisation mehr auf die Crustaceen hinzuweisen, bald mehr auf die Arachnoiden, bald wieder glaubte man, sie keiner von beiden Gruppen zutheilen zu müssen, sondern sie als gleichwerthigen, einer ähnlichen Stammform entsprungenen Entwicklungszweig den Crustaceen und Arachnoiden zur Seite stellen zu müssen.

Ein längerer Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Neapel im August und September 1900 bot mir Gelegenheit, entwicklungsgeschichtliches Material für eine eingehendere Untersuchung dieser Verhältnisse zu sammeln. In den Algen am Ufer der Via Caracciolo fanden sich zahlreiche Vertreter von *Ammothea echinata* Hodge (*Ammothea fibulifera* Dohrn), und da die Fortpflanzungszeit derselben gerade in jene Monate fiel, so gelang es mir, ein überreiches Material an allen

Entwicklungsstadien bis zur ausgebildeten Larve zu erhalten. Allerdings nicht weiter, da in der immerhin beschränkten Zeit meines Aufenthaltes die Entwicklung nur bis dahin vorgeschritten war, und selbst die ältesten, mehrere Wochen in kleinen Aquarien gehaltenen Larven ihre Gestalt bis auf eine geringe Größenzunahme nicht veränderten. Meine Schilderung wird daher mit diesem Stadium abschließen müssen, bis ein späterer Aufenthalt mir vielleicht Gelegenheit bieten wird, auch die älteren Stadien in den Kreis meiner Untersuchung zu ziehen und so diese Studie zu einem abschließenden Ende zu führen.

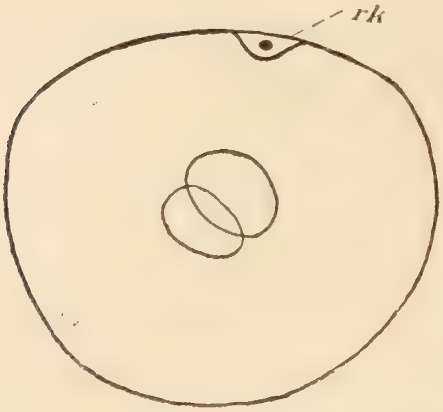
Einige Worte betreffs der Art der Konservirung mögen hier Platz finden. Die Thiere wurden mitsammt den an den Eierträgern befestigten Eihäufchen in kalte Hermann'sche oder Zenker'sche Lösung geworfen, und in beiden Fällen erwies sich die Konservirung als wohlgelungen, da die Hüllen so zart sind, dass sie den Durchtritt der Reagentien ohne Schwierigkeiten gestatten. Zur Untersuchung wirklich brauchbar waren jedoch fast nur die mit Zenker'scher Lösung behandelten Objekte, da bei Anwendung der Hermann'schen Lösung die Dotterkörnchen so intensiv geschwärzt wurden, dass Kerne und Zellgrenzen zwischen ihnen kaum zu erkennen waren. Aus dem gleichen Grunde bereitete auch die Anwendung der Heidenhain'schen Hämatoxylinfärbung Schwierigkeiten, und nach längeren Versuchen erwies sich P. Mayer's Hämalaungemisch als das vortheilhafteste Färbungsmittel, da auf diese Weise der Dotter völlig farblos blieb, Kerne und Zellgrenzen dagegen scharf hervortraten. Für die Totalpräparate wurde ausschließlich Alaunkarmin verwandt. Von unschätzbarem Vortheile erwies sich für die Orientirung beim Schneiden der sehr kleinen, jüngeren Stadien die Methode meines Freundes R. W. Hoffmann, welche es ermöglichte, unter sehr starker Vergrößerung in Ruhe jede beliebige Schnittebene mit der größten Genauigkeit und Sicherheit zu fixiren. Die Einbettung und Ausführung der Schnitte von durchgängig 5 μ Dicke erfolgte demgemäß ausschließlich in Nelkenöl-Kollodium (vgl. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Band XV, pag. 312).

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dem Königlich Preußischen Kultusministerium für die Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie der Deutschen Zoologischen Gesellschaft für die Bewilligung eines Reisestipendiums meinen ergebensten Dank zu sagen. Zu Danke verpflichtet bin ich ferner Herrn Dr. Lo Bianco für die Bereitwilligkeit, mit welcher er mir die Arbeitskräfte der Zoologischen Station bei der zum Theil recht mühseligen Beschaffung des Materials zur Verfügung stellte.

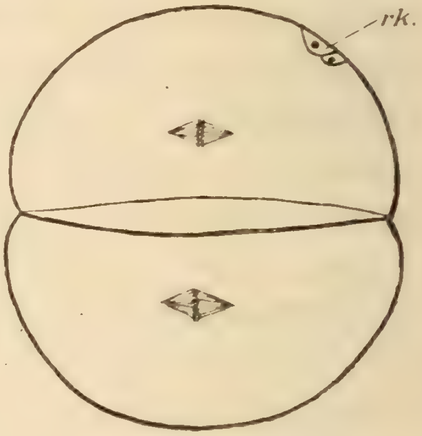
1. Verlauf der äußeren Entwicklungsvorgänge am Keime.

Die Eier von *Ammothea echinata* werden wie bei allen Pantopoden von dem Männchen an einem besonderen, dem dritten, Extremitätenpaare umhergetragen, in einer größeren Anzahl zusammengehalten durch eine zähe, schleimige Masse. Die Festheftung der von einer einfachen Hülle umgebenen Eier muss unmittelbar nach der Richtungskörperbildung erfolgen, wenigstens habe ich das Stadium der Eireifung selbst nie auffinden können, wohl aber öfter dasjenige der Befruchtung (Textfig. 1). Sehr bald treten die Eier in die Furchung ein, eine erste Furchungsebene zerlegt das Ei in zwei gleich große Hälften, auf deren einer in der Regel in unregelmäßiger Lagerung die Richtungskörperchen sich finden (Textfig. 2). Eine bestimmte Beziehung ihrer ursprünglichen Lage zu den späteren Ebenen des Embryos habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, weil eben der sehr regelmäßig gebaute Furchungskeim eine Unterscheidung von oben, unten, vorn und hinten nicht gestattet. Die nächste Furchungsebene steht genau senkrecht auf der ersten (Textfig. 2), sie theilt das Ei in vier gleich große und gleich gestaltete Blastomeren (Textfig. 3 und 4), deren Berührungsflächen eine ganz konstante, bestimmte Anordnung aufweisen. An den beiden Polen nämlich, wo die vier Enden der Blastomeren sich nähern, stoßen nicht alle vier zusammen, sondern nur je zwei einander gegenüberliegende berühren sich in einer breiteren Fläche, durch welche zugleich die beiden anderen von einander getrennt werden. Und während so am einen Pole *A* und *B* sich berühren, sind es am entgegengesetzten *C* und *D*, und diese an der Oberfläche des Eies als einfache Linien auftretenden Berührungsflächen stehen genau senkrecht auf einander, bilden also eine Kreuzfigur (Textfig. 4), ganz so wie sie auch in anderen Thiergruppen, beispielsweise den Mollusken, auftritt. Die nächstfolgende Theilung steht wiederum genau senkrecht auf der vorhergehenden (Textfig. 3), sie liefert ein aus acht völlig gleichartigen Blastomeren sich zusammensetzendes Stadium (Textfig. 5 und 6), und eine nochmalige, wieder in rechtem Winkel zur letzten stehende Theilung ein 16zelliges Stadium (Textfig. 6 und 7), bestehend aus 16 gleichmäßig angeordneten Blastomeren, die zwei Ringe aus je acht Zellen bilden, in deren Berührungsebene die Richtungskörperchen gelegen sind. Weiter habe ich die Furchung nicht verfolgt, da die Aussichten einer erfolgreichen

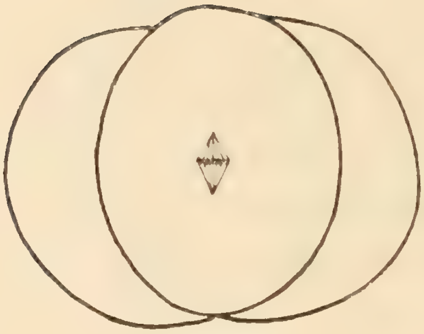
Verknüpfung der Furchungsebenen mit den definitiven Körperebenen des sich ausbildenden Embryos in Folge der völligen Gleichartigkeit der Zellelemente nur äußerst geringe sind. Die Furchungszellen fahren fort sich in senkrecht auf einander stehenden Richtungen zu theilen, zunächst noch ziemlich regelmäßig, bald aber nicht mehr alle gleichzeitig, wie man ja bereits auf dem Übergang zum acht- und sechzehn-



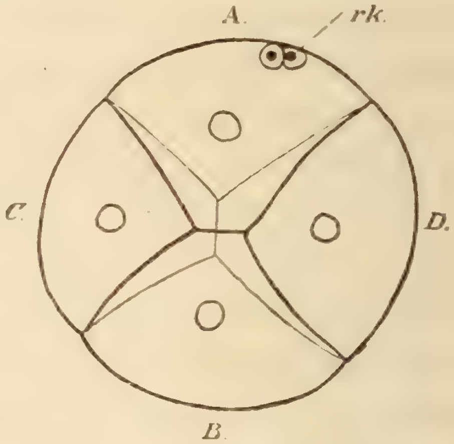
Textfig. 1.



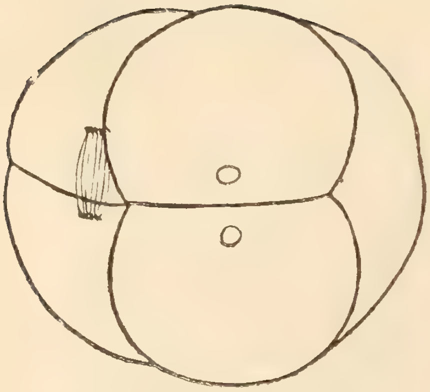
Textfig. 2.



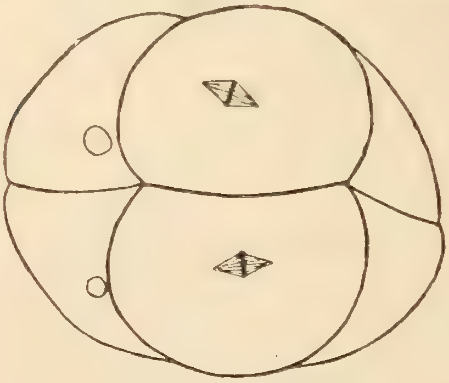
Textfig. 3.



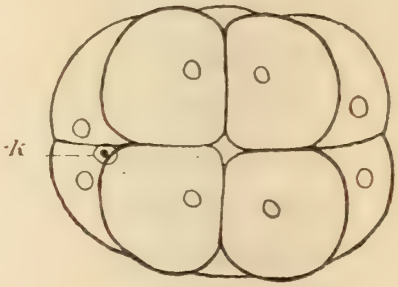
Textfig. 4.



Textfig. 5.



Textfig. 6.



Textfig. 7.

Textfig. 1—7. Jüngere Furchungsstadien von *Ammothea echinata*. Fig. 1, Stadium der Befruchtung; Fig. 2, zweizelliges Stadium mit Ausbildung der nächsten Theilungsspindeln; Fig. 3 und 4, vierzelliges Furchungsstadium in zwei auf einander senkrechten Richtungen betrachtet; Fig. 5, achtzelliges Furchungsstadium; Fig. 6, dessgl. mit Theilungsspindeln zum 16zelligen Stadium; Fig. 7, 16zelliges Furchungsstadium. *rk*, Richtungskörperchen. Vergr. 440.

zelligen Stadium zu beobachten Gelegenheit hat (Textfig. 5 und 6), und schließlich entsteht so eine kugelige, vielzellige Blastula mit völlig gleichartigen Zellelementen und ohne jede polare Differenzirung. Und so wird man verstehen, dass es unmöglich ist, die jüngsten Furchungsstadien in Rücksicht auf die späteren Körperebenen des Embryos zu orientiren, ich vermag nicht zu sagen, was an denselben vorn, hinten, oben oder unten ist, ich kann nur den Typus der Furchung angeben, die sich in einer Reihe genau senkrecht auf einander stehender Theilungen als eine totale, äquale darstellt.

Alle Pantopoden mit dotterarmen Eiern scheinen diesem Typus zu folgen, schon DOHRN machte für *Pycnogonum littorale* einige darauf hinweisende Angaben und MORGAN bestätigte dieselben für *Tanystylum* und *Phoxichilidium*. Auch hier stehen die ersten Theilungsebenen genau senkrecht auf einander und selbst die Kreuzfurchen an zwei einander gegenüber liegenden Polen sind sehr wohl ausgeprägt. Andere Formen mit dotterreichen Eiern, wie *Pallene* und *Nymphon*, weisen gewisse Modifikationen in so fern auf, als die Furchung typisch inäqual verläuft und es so zum Gegensatze eines kleinzelligen und eines großzelligen Poles kommt, aber die senkrecht auf einander folgenden Theilungen sind auch hier vorhanden, wenigstens bei den Makromeren, während die Mikromeren in ihrer Theilung größeren Unregelmäßigkeiten zu unterliegen scheinen.

In ihrer Gleichförmigkeit gestört wird die Blastula von *Ammothea* zunächst dadurch, dass die Kugelform sich etwas abzuplatten beginnt, und dass an einem dieser abgeplatteten Pole die Kerne von der Oberfläche in die Tiefe versinken, so dass an dieser Stelle oberflächlich ein kernfreier, ganz schwach eingebuchteter Raum entsteht (Taf. XIII, Fig. 1 *est*). Diese sich ins Innere verlagernden Kerne stellen das Bildungsmaterial eines großen Theiles der inneren Organe dar, äußerlich ist von diesen Vorgängen jedoch bis auf eine allmähliche Abnahme des kernfreien Raumes nichts zu merken, wesshalb wir ihre nähere Schilderung auf später verschieben wollen.

Von größerer Bedeutung für die äußere Gestaltung des Embryos sind die Vorgänge, welche sich am entgegengesetzten Pole abspielen. Über mehr als den halben Umfang des Keimes hin tritt hier eine tiefe Furche auf, kurz vor der eben erwähnten, jetzt stark verengten Einsenkungsstelle beginnend zieht sie auf der einen Seite über den Keim hin und schlägt sich an der entgegengesetzten wieder etwas empor (Textfig. 8 *a* und Taf. XIII, Fig. 2 *vr*). Diese ziemlich tief einschneidende Rinne erleidet sehr bald Komplikationen, indem senkrecht zu ihr gerichtet neue Spalten auftreten, zunächst eine einzige (Taf. XIII, Fig. 3 qr_1), und dann noch eine zweite von geringerem Umfange in beträchtlichem Abstande von der ersten (Taf. XIII, Fig. 4 qr_2). Durch diese drei Rinnen sind die Körperbezirke des Embryos im Wesentlichsten abgegrenzt, wir können zur Orientirung dieses Stadiums nun ohne Schwierigkeiten schreiten. Die durch die Rinnen abgegrenzten Felder sind nichts Anderes als die Anlagen der drei Beinpaare, wie sie normalerweise der Pantopodenlarve zukommen, sie bezeichnen also die Ventralseite. Das Vorderende wird bezeichnet durch die oben erwähnte verengte Einsenkungsstelle, sie hat sich nach dem einen Ende des länglichen Keimes hin verschoben und stellt auf diesem Stadium bereits die Stomodäumanlage dar. Es theilte demnach die erste Querrinne, die näher an dieser Stomodäumanlage entstand, das erste Extremitätenpaar von den übrigen ab (Taf. XIII, Fig. 3 ext_1), während die zweite Querfurche zweites und drittes Beinpaar schied (Taf. XIII, Fig. 4 ext_2 und ext_3). Wenn wir von dem derart orientirten Embryo nun auf jüngere Stadien zurückgehen, so ergiebt sich zunächst, dass die erste Rinne (vr) genau der ventralen Medianebene entsprochen haben muss, und weiter, dass die ihr direkt gegenüber gelegene Einsenkungsstelle mithin die Dorsalseite einnehmen musste. Wir kommen später genauer auf diese Verhältnisse zurück.

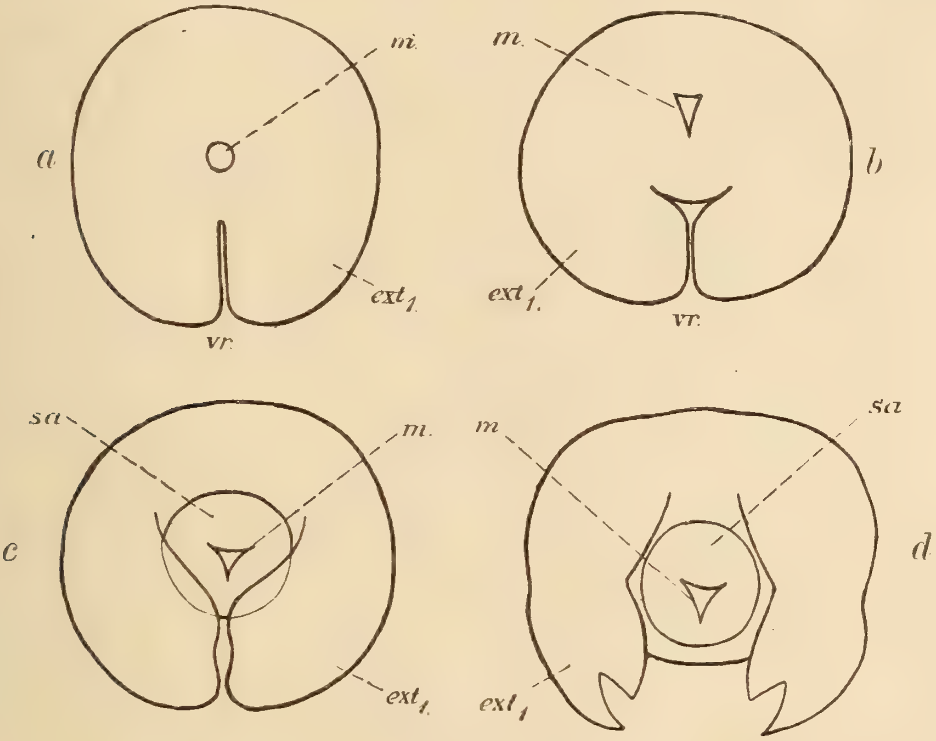
Frühere Beobachtungen über diese Vorgänge sind sehr spärlich, nur Dohrn beschreibt und bildet ein entsprechendes Stadium ab von *Pycnogonum littorale*, auch hier stellen drei von vorn nach hinten kleiner werdende Felder jederseits von der Medianebene die drei Extremitätenpaare dar. *Pallene empusa*, welche Morgan untersuchte, scheint sich etwas abweichend zu verhalten. Indem sich hier die Zellen nach der Furchung an dem einen Pole zusammendrängten, bildete sich eine Art von Cumulus primitivus aus, der dem Dotter als eine Zellenkappe aufsitzt. Zunächst tritt dann hier eine Einsenkung auf, welche das Stomodäum liefert, und sodann eine Reihe von Verdickungen, welche den Extremitätenpaaren nebst den zugehörigen Ganglien entsprechen. Wie sich dieselben im Einzelnen ausbilden, giebt Morgan nicht an, das jüngste von ihm beschriebene Stadium scheint schon eine ziemlich hohe Differenzirungsstufe darzustellen.

Die weiteren Veränderungen bestehen nun im Wesentlichen in der fortschreitenden Ausbildung der Extremitäten und in der Neubildung des Schnabels. Die Extremitäten zeigen in ihrer frühen Anlage ein von den übrigen Arthropoden im Allgemeinen recht abweichendes Verhalten, sie liegen paarweise einander gegenüber, aber nicht in der Form von Wülsten, die über die Kugelfläche des Keimes hervorragen, sondern in der Gestalt gleichmäßig gewölbter Felder, die durch tiefe in das Innere des Keimes eindringende Furchen von einander abgegrenzt werden. In Folge dieses Verhaltens sind die Extremitäten gezwungen, bei einem selbständigen Längenwachsthum sich gegen einander zu verschieben und so kommt das eigenthümliche Bild von Fig. 5 (Taf. XIII) zu Stande, wo die bisher gerade verlaufende Ventralrinne sich zur Zickzacklinie umgestaltet hat. Abwechselnd greifen die Extremitäten beider Seiten in einander, am wenigsten deutlich bei der ersten Extremität, welche im Wesentlichen die ursprüngliche Lage beibehält, da ihre Hauptausdehnung sich direkt ventralwärts richtet, sehr scharf ausgeprägt dagegen bei dem zweiten und dritten Beinpaare. Aus dem fast quadratischen Umrisse von Fig. 4 sind dieselben zunächst stumpf kegelförmig geworden (Fig. 5) und strecken sich nun auf dem folgenden Stadium von Fig. 6 noch mehr in die Länge. In Folge der fortschreitenden gegenseitigen Verschiebung ist die Zickzacklinie noch weiter ausgedehnt, die Extremitäten selbst weisen bereits auf ihre spätere schlanke Form hin und tragen die ersten Spuren einer Gliederung in drei Glieder. Nur die erste Extremität hat sowohl Lage wie Form im Wesentlichen beibehalten, sie stellt sich als ein beiderseits von der Medianebene gelegenes, plattenförmiges Gebilde dar. Auf dem nächsten Stadium von Fig. 7 tritt die Zickzacklinie als auffallende Linie völlig zurück, die langgestreckten zweiten und dritten Extremitäten weisen nun eine deutliche dreifache Gliederung auf und sind sehr beträchtlich gegenseitig über die Medianebene hin in einander verschoben, das erste Extremitätenpaar zeigt an seinem inneren Rande eine deutliche Einbuchtung, das erste Zeichen der Scherenausbildung. Hinter ihnen wird eine kegelförmige Vorwölbung sichtbar, die Schnabelanlage (*sa*). Ein ungefähr entsprechendes Stadium giebt Dohrn von *Pycnogonum littorale*.

Die weiteren Differenzirungen sind nun sehr leicht zu verfolgen, sie ergeben sich ohne Weiteres aus dem Vorhergehenden. Die Gliederung der zweiten und dritten Extremität lässt bereits die spätere Gestalt der einzelnen Glieder erkennen, in so fern das erste kurz und gedrungen bleibt, das mittlere an Umfang am mächtigsten wird, und das Endglied endlich sich lang und schmal zur Klaue zuspitzt (Taf. XIII, Fig. 8). Die erste Extremität zeigt noch deutlicher die Scherenbildung, die dann in Fig. 9 durch ein Auswachsen der beiden stumpfen Höcker zu spitzen Haken vollendet wird. Der Schnabel stellt sich als eine zunächst abgerundete, später sich immer mehr zuspitzende Vorwölbung am vorderen Ende des Embryos dar. Und so sehen wir schließlich die fertige Larve in Fig. 9 eingekrümmt innerhalb der Eihülle liegen, an Umfang hat sie gegen die vorhergehenden Stadien bedeutend zugenommen, im Inneren sieht man einzelne der nun fertig ausgebildeten Organe durch die Körperdecke hindurchschimmern. Es bedarf nur noch der Sprengung der Eihülle und die Larve ist frei, zu einer selbständigen Existenz befähigt. Wir werden ihren Bau später bis ins Einzelne hinein kennen lernen.

Einige Punkte der bisher geschilderten äußeren Entwicklung bedürfen noch einer nachträglichen genaueren Beleuchtung. Von Fig. 7 an sehen wir den Schnabel als einen stumpfen Zapfen zwischen dem ersten Extremitätenpaar auftreten. Zuerst fast ganz von ihnen verdeckt wird er unter seitlicher Verdrängung der Schere immer deutlicher sichtbar, so dass er zuletzt (Fig. 9) die direkte Fortsetzung der Ventralseite bildet. Einige Seitenansichten (Taf. XIII, Fig. 10—12) mögen uns zunächst diese dorsoventrale Verschiebung deutlicher vor Augen führen. Wir beginnen mit einem Stadium, welches etwa der Fig. 5 entspricht, und welches ein gewiss recht auffallendes Bild darbietet (Fig. 10). Deutlich erkennen wir die plumpen Extremitätenstummeln, wir sehen das Ende der sie abgrenzenden Querfurchen und vor Allem in der vorderen Hälfte der Dorsalseite das durchschimmernde Stomodäum (*sto*). Indem wir einige Stadien überspringend uns dem Stadium von Fig. 11 zuwenden, welches etwa Fig. 7 entspricht, so bemerken wir recht bedeutsame Veränderungen. Die Umbildungen der Extremitäten werden aus dem früher Gesagten ohne Weiteres verständlich sein, hinweisen will ich hier nur auf die Dreigliederung der ersten Extremität in Basalglied, festes und bewegliches Scherenglied, wie es sich auf diesem Stadium in erster Anlage darstellt. Das Stomodäum hat dagegen seine frühere Lage völlig verändert, es liegt nun nicht mehr dorsal, sondern nach dem Vorderende hin verschoben, und zugleich hat sich die Körperwand in seinem Umkreise zu einem ringförmigen Walle aufgewulstet, der erste Anfang der Schnabelbildung, welche also ganz so verläuft, wie sie schon Dohrn für *Pycnogonum littorale* angab. Die verbindenden Zwischenstadien der späteren Schilderung überlassend, gebe ich sodann noch eine letzte Totalansicht in Fig. 12, wo der Schnabel seinen Platz an der Ventralseite völlig eingenommen hat, und er eben so wie die Extremitäten die spätere Gestalt im Wesentlichen bereits aufweist.

Noch klarer werden uns die Verschiebungen von Stomodäum und Schnabel in ihren Beziehungen zu den Körperflächen des Embryos werden, wenn wir endlich noch einige Vorderansichten studiren, die ich hier in Umrisszeichnungen dem Texte beifüge. Textfig. 8*a* wurde bereits früher schon erwähnt, sie zeigt die Beziehungen zwischen Stomodäumanlage (*m*) und Ventralrinne (*vr*). In Fig. 8*b* hat die Stomodäumanlage eine dreieckige Mündungsform angenommen, die Ventralrinne hat sich in zwei seitliche Falten ausgezogen, welche die erste Extremität vorn und oben vom übrigen Larvenkörper abspalten, sonst sind die Lagebeziehungen genau dieselben geblieben wie bisher. Nicht mehr dagegen in Fig. 8*c*, wo das Stomodäum oder vielmehr der inzwischen ausgebildete Schnabelwulst, der in seinem Centrum die dreieckige Mundöffnung trägt, sich zwischen das erste Extremitätenpaar, dessen Abgrenzung gegen den Körper nunmehr vollzogen ist, tief eingedrängt hat. Denken wir uns diesen Process successive weiter fortschreiten, so wird schließlich das Bild von Fig. 8*d* zu Stande kommen, wo der Schnabel sich gänzlich zwischen die zur Seite gedrängten Extremitäten hineingeschoben hat und so die Ventralseite nahezu oder endlich ganz erreicht.



Textfig. 8*a*—*d*.

Ausbildung und Verschiebungen der I. Extremität sowie des Schnabels am vorderen Körperpole. ext_1, I. Extremität; *m*, Mund; *sa*, Schnabel; *vr*, Ventralrinne. Vergr. 360.

Diese Erörterungen der äußeren Gestaltsveränderungen mussten vorausgeschickt werden, sie erleichtern das Verständnis der inneren

Entwicklungsvorgänge, die uns erst ein tieferes Eindringen in das Wesentliche der sich hier abspielenden Processe gestatten.

2. Die inneren Entwicklungsvorgänge.

Die jüngsten von mir aufgefundenen Eier befanden sich, wie schon erwähnt, auf dem Stadium der Befruchtung (Taf. XV, Fig. 24). Im Centrum des Eiplasmas, welches gleichmäßig überall von kleinen, stark lichtbrechenden Dotterkörnchen erfüllt ist, liegen männlicher und weiblicher Vorkern (♂, ♀ *vk*), während die dem Ei als kleine, helle Bläschen dicht angelagerten Richtungskörperchen auf dem Schnitt nicht getroffen sind. Nach der Vereinigung beider Kerne setzt die totale, äquale Furchung ein, wie sie oben bereits beschrieben wurde. Auf dem zwei- und vierzelligen Stadium liegen alle Zellen dicht an einander, ihre Trennungslinien berühren sich noch direkt im Centrum des Eies, eine Furchungshöhle ist also noch nicht vorhanden (Taf. XV, Fig. 25). Aber bereits auf dem achtzelligen, sowie vor Allem auf den sich unmittelbar anschließenden Stadien sind die Zellen im Inneren durch einen Hohlraum von einander getrennt. Diese Furchungshöhle ist zunächst noch klein (Taf. XV, Fig. 26 *fh*), nimmt aber bald an Umfang bedeutend zu (Taf. XV, Fig. 27 *fh*), während der Keim noch eine völlig kugelige Gestalt bewahrt und keinerlei Differenzirungen innerhalb seiner Zellelemente erkennen lässt. Die ersten weiteren Veränderungen bestehen in einer Abflachung des ganzen Keimes, wobei zugleich die erste Differenzirung der Zellelemente der Blastula stattfindet, in so fern die Zellen der einen Seite an Größe die der anderen übertreffen (Taf. XV, Fig. 28 *est*). Aus der Lage, welche ich dieser Figur gebe, ersieht man, dass ich diesen mit größeren Zellen ausgestatteten Pol dorsal orientire, eine Lage, welche nur aus den späteren Stadien indirekt erschlossen werden kann. Zugleich mit ihrem Auftreten drängen sich die größeren Zellen ins Innere gegen die kleineren vor und machen so die kaum aufgetretene Furchungshöhle sehr bald wieder verschwinden (Taf. XV, Fig. 28 *fh*). Diese Vorgänge stellen die Einleitung zu einem recht sonderbaren Processe vor, der im Wesentlichen darin besteht, dass die dorsalen Zellen oder vielmehr nur deren Kerne sich in einer sehr regelmäßigen Anordnung ins Innere versenken, dabei die Figur einer typischen Einstülpung darstellen, ohne jedoch die sonst mit derselben verbundene Einstülpungsöffnung aufzuweisen. Äußerlich am Kerne machen sich diese äußerst wichtigen Entwicklungsvorgänge nur durch eine ganz schwach eingebuchtete, kernfreie Stelle bemerkbar, wie sie oben bereits näher geschildert wurde (Taf. XIII, Fig. 1).

Das erste dieser Stadien stellt uns Fig. 29 auf Taf. XV dar. Unter starker Verlängerung haben sich die dorsalen Zellen weit gegen die ventrale Seite hin vorgeschoben, so dass jede Spur der früheren Furchungshöhle verschwunden ist, ihre Kerne bilden dagegen in ihrer Anordnung eine nach oben ausgehöhlte Bucht, wie sie vollständig einer regelmäßigen Einstülpung entspricht. Noch mehr tritt dies auf dem nächsten Stadium von Fig. 30 hervor, wo die Einstülpung bereits eine sehr tiefe geworden ist. Wenn wir die Anordnung der Kerne allein beobachten, so können wir uns kaum ein typischeres Bild einer Gastrula vorstellen, eine äußere Schicht mit kleineren Zellen und kleineren Kernen biegt am einen Pole in eine innere, tief in die erste eingesenkte zweite Schicht um, die aus bedeutend größeren Zellen und Kernen besteht. Und doch fehlt jede Spur einer Gastralhöhle, das Innere wird völlig eingenommen von dem Plasma der größeren Zellen, nur selten ist eine ganz kleine Einstülpungsöffnung zu beobachten, wie ich sie auf Fig. 32 dargestellt habe (*est*). Die Größendifferenz der Kerne beider Schichten ist zuweilen eine recht beträchtliche, namentlich wenn einige Kerne der inneren Zellen vorübergehend sehr stark anschwellen (Taf. XV, Fig. 31).

Diese regelmäßige Lagerung zweier in einander eingesenkter Schichten wird jedoch sehr bald gestört und zwar durch Umlagerungen im Zellenverbande der inneren Schicht. Es treten Spindeln auf, die senkrecht zur Oberfläche der Schicht gestellt sind (Fig. 32), die also ihre Theilprodukte zur Hälfte in das Innere, also zu einer dritten Schicht abgeben müssen. Und dies geschieht in der That, so dass die inneren Zellelemente nun ihrerseits wiederum in einen äußeren, seine regelmäßige Lagerung beibehaltenden Wandbelag, und in eine innere, zunächst nur aus wenigen Zellen bestehende, unregelmäßig angeordnete Zellenmasse zerfallen (Fig. 33 iz_1 und iz_2). Die letzteren Zellen füllen das Centrum völlig aus und nehmen durch energische Theilung schnell an Zahl zu.

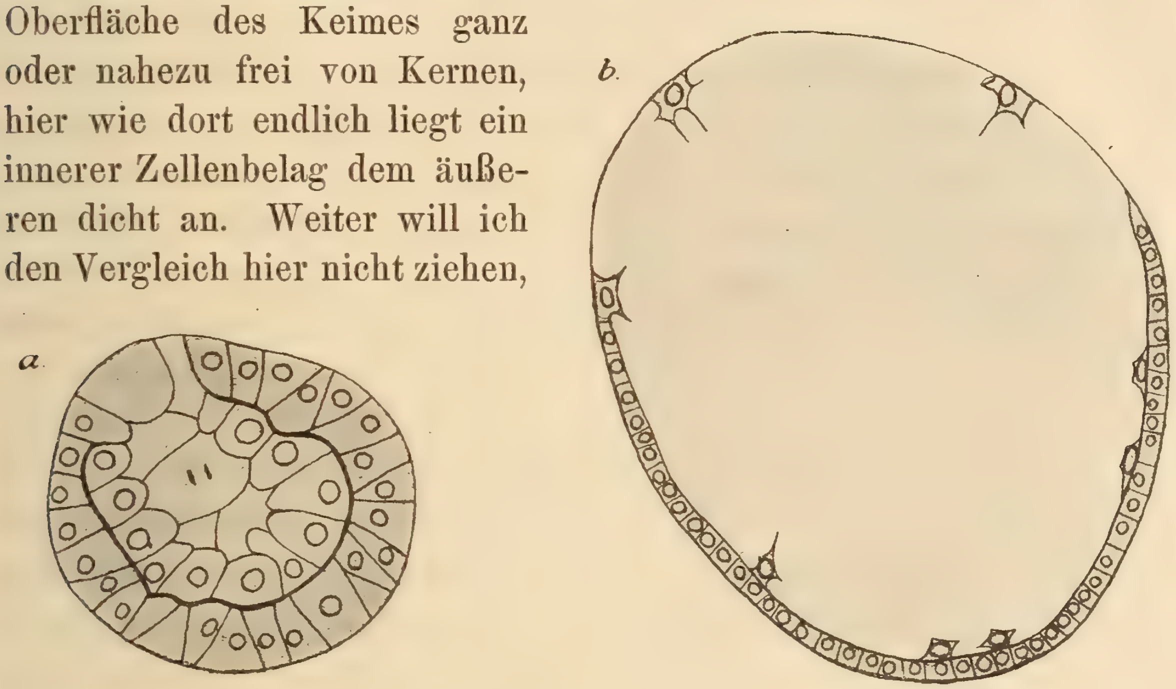
Im Verhältnis zur äußeren Schicht des Keimes hat die innere Zellenmasse in ihrer Gesammtheit ebenfalls einige beträchtliche Veränderungen erlitten. Die kernfreie, die ursprüngliche Einsenkungsstelle anzeigende Partie hat sich nämlich aus ihrer rein dorsalen Lage nach dem einen Pole des nunmehr ovalen Keimes hin verschoben, wie es Fig. 31 schon andeutet, Fig. 33 aber bereits sehr ausgeprägt zeigt (*est*). Diese Verschiebung hat zur Folge, dass die äußere Zellenschicht des Keimes sich dorsalwärts weit nach vorn hin vorwärts schiebt, ganz ähnlich, wie es bei der Umwachsung des Dotters durch die Keimstreifen geschehen mag. Noch schärfer tritt dies in Fig. 34, dem nächstfolgenden Stadium, hervor. Die kernfreie Stelle (*est*) hat sich bedeutend verengt, die äußere Schicht ist dorsal weit nach vorn gerückt und berührt sich fast mit derjenigen der entgegengesetzten Seite. Die innere Zellenmasse zeigt bis auf eine geringe Vermehrung der central gelegenen Zellen noch die gleichen Verhältnisse, wie sie Fig. 33 darbot.

Sehr gering sind die Angaben, welche ich über diese Vorgänge in der Litteratur finde. Eine Furchungshöhle stellt Morgan für *Tanystylum* und *Phoxichilidium*, die sicherlich dem gleichen Typus wie *Ammothea* folgen, in Abrede, dagegen giebt er eine solche für das 32zellige Stadium von *Pallene empusa* an, aber unter der Einschränkung, dass sie möglicherweise ein durch den Einfluss der Reagentien hervorgerufenes Kunstprodukt sei. Hier bei *Ammothea* ist sie jedoch sicherlich eine durchaus normale Bildung.

Die Entwicklungsvorgänge, die zur Bildung der inneren Zellen führen, hat Morgan zunächst von *Tanystylum* und *Phoxichilidium* sicher vor sich gehabt, sie in ihrem Verlaufe aber nicht klar zu erkennen vermocht. Er stellt den ganzen Process als eine multipolare Delamination dar, indem jede Zelle sich radial in eine äußere und eine innere theilen. Aber seine Bilder beweisen nichts weiter, als dass die genaue Sagittalebene des Keimes, in der die lokalisirte Einsenkung stattfindet, eben nicht getroffen ist, die geringste Abweichung von dieser Schnittebene liefert derartige, über die wahren Verhältnisse täuschende Bilder in großer Mannigfaltigkeit. Der Gegensatz zweier Pole findet erst auf einem sehr späten Stadium Erwähnung, in so fern die Ektoblastzellen der einen Hemisphäre höher sind als die der entgegengesetzten. Diese höheren Zellen entsprechen wahrscheinlich der Ventralseite, wie unsere späteren Stadien uns noch lehren werden.

Am genauesten verfolgt hat Morgan die Bildung der einzelnen Schichten an dem dotterreichen Ei von *Pallene empusa.* Auch hier soll eine Delamination stattfinden, ohne dass mir freilich seine Darstellung eine völlige Klärung dieser Verhältnisse zu bringen scheint, wenn auch sicherlich der Dotterreichthum des Eies gewisse Modifikationen im Einzelnen mit sich bringen muss. Nur auf eine Beziehung zwischen *Ammothea* und *Pallene* will ich hinweisen, die ich allerdings, da zu viele Zwischenstadien von *Pallene* in Morgan's

Darstellung fehlen, noch nicht völlig klar darzulegen vermag. Ich greife das Stadium seiner Fig. 5 auf Taf. I für *Pallene* und meine Fig. 33 auf Taf. XV für *Ammothea* heraus. Orientire ich das Stadium von *Pallene* nun entsprechend demjenigen von *Ammothea*, wie es in Textfig. 9 *a* und *b* geschehen ist, so ergeben sich ganz auffallende Beziehungen. Hier wie dort umgiebt eine äußere Zellenlage, ein Blastoderm, eine innere Zellenmasse, die nur bei *Pallene* sehr dotterreich, bei *Ammothea* dotterarm ist, hier wie dort ist ein größerer Theil der Oberfläche des Keimes ganz oder nahezu frei von Kernen, hier wie dort endlich liegt ein innerer Zellenbelag dem äußeren dicht an. Weiter will ich den Vergleich hier nicht ziehen, da mir die Grundlagen für *Pallene* noch zu unsicher erscheinen, aber schon diese Andeutungen werden genügen, um zu zeigen, dass ein genaueres Studium dieser Vorgänge bei *Pallene* sowohl für die früheren wie für die späteren Stadien weit engere Beziehungen zwischen beiden Typen ergeben wird, als es bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein hat.



Textfig. 9 *a* und *b*.
Zwei entsprechende Entwicklungsstadien von *Ammothea* und *Pallene*, letzteres nach Morgan.

Alle Angaben der älteren Autoren über diese Vorgänge sind für unsere Diskussion belanglos, kehren wir desshalb nunmehr zu *Ammothea* zurück. Die nächstfolgenden Stadien sind von ausschlaggebender Bedeutung für die ganze Auffassung der Entwicklung. Der auf dem Stadium der Figuren 33 und 34 bereits angebahnte Process hat nunmehr nahezu seinen Abschluss erreicht, d. h. die kernfreie Stelle hat sich oberflächlich völlig geschlossen, die bisher getrennten oberen und unteren äußeren Zellenschichten berühren sich nun in ihr, oder anders ausgedrückt, die Umwachsung der inneren Zellenmasse ist nun vollendet, wobei die letzten Phasen derselben sich am vorderen Pole vollzogen (Taf. XV, Fig. 35). Ein enges Rohr verbindet noch innere und äußere Zellenschicht (Fig. 35), an ihrer Berührungsstelle hat sich eine neue, kleine Einsenkung des äußeren Blattes gebildet, wie ich vorausgreifend bemerken will, die Anlage des Stomodäums (Fig. 35 *sto*). Die Verhältnisse der inneren Zellenmasse sind noch ziemlich unverändert die gleichen geblieben, eine unregelmäßig gelagerte centrale Zellenmasse wird von einem regelmäßigen Epithel umkleidet (Fig. 35 iz_2 und iz_1). Die Hauptbedeutung dieses Stadiums liegt jedoch darin, dass es uns zum ersten Male sichere Handhaben für die Orientirung des Embryos giebt. Die erste Anlage des Stomodäums zeigt uns den vorderen Pol an, sie beweist uns außerdem, dass die Abschließung der inneren Zellenmasse genau an derselben Stelle, also am vorderen Pole, erfolgte. Was aber noch wichtiger ist, wir vermögen außerdem nun mit Sicherheit zu entscheiden, dass diese Stelle auf der dorsalen Seite des Embryos gelegen ist. Die dem Stomodäum gegenüberliegende Seite des äußeren Blattes weist nämlich eine gewisse unregelmäßige Lagerung der Kerne auf, die vorspringend und zurücktretend drei ganz leichten Vorbuchtungen entsprechen. Diese Vorwölbungen sind nichts Anderes als die ersten Anzeichen der Extremitätenanlagen, die oberflächlich überhaupt noch nicht zu erkennen sind (Fig. 35 ext_{1-3}). Hierdurch wird diese Seite aufs deutlichste als die Ventralseite gekennzeichnet, alle bisher geschilderten Vorgänge, welche mit der Bildung der inneren Zellenmasse in Verbindung standen, müssen sich demgemäß auf der entgegengesetzten, d. h. auf der dorsalen Seite des Embryo abgespielt haben. Nichts im ganzen Verlaufe der Entwicklung nöthigt uns dazu, etwa eine Verlagerung der Einsenkungsstelle von der Ventralseite über den vorderen Pol auf die dorsale Seite anzunehmen, im Gegentheil, Alles spricht dagegen, genügt doch die Annahme einer kleinen Verschiebung nach dem vorderen Pole, um sofort alle Lageveränderungen aufs leichteste mit einander in Einklang zu bringen. Auch die spätere Entwicklung bringt uns nur eine Bestätigung dieser Annahme, da die Verschiebung von der Dorsalseite nach vorn und ventralwärts in dem gleichen Sinne weiter fortschreitet und erst an der Ventralseite völlig angelangt Halt macht. Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, dass alle diese Beziehungen der Beobachtung außerordentliche Schwierigkeiten entgegenstellen, da der Keim seine gleichmäßig abgerundete Oberfläche während dieser Vorgänge unverändert beibehält, und dass nur eine genaue Präcisirung der Schnittrichtung, die am aufgehellten

Keime unter starker Vergrößerung erfolgen muss, zum Ziele führen kann, wie es mir eben die Nelkenöl-Kollodium-Methode ermöglichte.

Weit leichter dem Studium zugänglich sind die nächstfolgenden Stadien. Fig. 36 gewährt verglichen mit Fig. 35 zunächst einen etwas eigenthümlichen und fremdartigen Eindruck, trotzdem dieses Stadium der Zeit der Entwicklung nach nur sehr wenig von dem vorhergehenden entfernt ist. Es kommt dies daher, dass die auf der Ventralseite auftretenden Längs- und Querfalten, welche bei der Schilderung der äußeren Entwicklungsvorgänge des Näheren erörtert wurden, und die auf Fig. 35 eben erst angedeutet waren, sich nun plötzlich tief in den Embryonalkörper eingesenkt haben und so einen großen Theil des letzteren für die Bildung der Extremitäten in Anspruch nehmen. Einige Querschnitte werden uns diese Verhältnisse noch besser verstehen lernen. Fig. 45 auf Taf. XVI zeigt uns zunächst nochmals das Stadium von Fig. 35, aber nun im Querschnitt durch den vorderen Körpertheil. Wieder erkennen wir dorsalwärts die sich verschließende Einsenkungsstelle der inneren Zellenmasse, an welche sich direkt als erneute Einstülpung die Anlage des Stomodäums (*sto*) anschließt, wir sehen im Inneren das Zellenmaterial in einen Wandbelag und einen unregelmäßigen, centralen Zellenhaufen geschieden, wir erkennen endlich ventralwärts eine leichte Einbuchtung der Kerne in der Medianebene, die erste Anlage der Ventralrinne. Dieselbe drängt sehr bald nach innen, die innere Zellenmasse dabei vor sich herschiebend (Fig. 46 *vr*), und bildet schließlich einen sehr tiefen Längsspalt (Fig. 47 *vr*). Diese zunächst genau senkrecht zur Oberfläche gestellte Rinne beginnt nun weiter sich seitlich zu verschieben und gegen die Seiten hin vorzuwachsen, wodurch nunmehr eine neue, im Inneren gelegene Ventralseite entsteht, welche definitiv der Larve angehört (Figg. 49, 50). Wenn wir dabei zugleich uns daran erinnern, dass dem Auftreten der Ventralrinne zwei senkrecht auf ihr stehende Querfurchen unmittelbar folgten, dass weiter diese Querfurchen bis zu den seitlichen Verbreiterungen der ursprünglichen Ventralrinne durchschneiden, so ergiebt sich daraus als nothwendige Folge, dass die von der Ventralrinne jederseits abgeschiedene untere Partie nicht eine einheitliche, längsverlaufende Platte darstellen kann, wie es beispielsweise die Figuren 49 ff. vermuthen lassen könnten, sondern dass dieselbe durch eine Reihe von Querfurchen, welche auf den Figuren nicht dargestellt sind, in einzelne Abschnitte zerfallen muss, die eben nichts Anderes sind als die Extremitäten. Von einem älteren Stadium wird dieses Verhalten etwa erläutert durch den Frontalschnitt von Fig. 58 auf Taf. XVI, er wird ohne Weiteres verständlich werden, wenn man die Totalbilder auf Taf. XIII nochmals zum Vergleiche heranzieht.

Nach dieser längeren Abschweifung kehren wir zu unserer Fig. 36 auf Taf. XV zurück. Auf der Ventralseite ist einmal die Ventralrinne (*vr*) in ihrem ganzen Verlaufe getroffen und dann zugleich ihre eine seitliche Wandung, welche bereits die Spuren der tief einschneidenden Querfurchen ($qr_{1,2}$) trägt. Es kommt auf diese Weise das eigenthümliche Bild zu Stande, dass der Embryonalkörper plötzlich in eine obere, größere und drei kleinere, untere Partien zerfallen erscheint, erstere ist der eigentliche Körper der späteren Larve, letztere sind die Extremitäten. Auf allen folgenden Sagittalschnitten werden wir nun stets das gleiche Verhalten antreffen, nur dass die Extremitäten an Durchmesser abnehmen, schlanker werden und in der Fünfzahl auftreten. Letztere Erscheinung ist darauf zurückzuführen, dass die beiden hinteren Extremitätenpaare über die Medianebene hinweg gegenseitig in einander eingreifen, so dass sie nothwendig alle vier getroffen werden müssen. Bei der ersten Extremität tritt keine Verschiebung gegen einander ein, sie wird somit nur in der Einzahl getroffen (vgl. Figg. 37—39). Auf älteren Stadien wird die Lagerung der Extremitäten eine unregelmäßige, nur hier und da werden noch einzelne im Sagittalschnitt getroffen (Figg. 40—42). Auf der Dorsalseite des Stadiums von Fig. 36 sind dagegen die Veränderungen nur gering, das Stomodäum (*sto*) hat sich etwas verlängert und bildet eine gegen die innere Zellenmasse sich tief einsenkende Einstülpung.

Nunmehr können wir uns endlich den Vorgängen innerhalb des Embryos selbst zuwenden, welche im Wesentlichen auf Differenzirungs- und Sonderungsprocessen der inneren Zellenmasse beruhen. Wir hatten gesehen, wie innerhalb der letzteren eine Scheidung in zwei Zellenlagen stattfand, diese Scheidung schwindet zunächst spurlos. Die innerste, unregelmäßige Zellenmasse (iz_2) nimmt immer mehr an Umfang zu, nicht nur durch Theilung, sondern auch auf Kosten des regelmäßigen, inneren Wandbelags (iz_1), von dem ja in letzter Instanz alle Zellen des Centrums abstammen. Er verfällt der Auflösung und das Resultat ist schließlich eine völlig einheitliche innere Zellenmasse, in der sogar die Zellgrenzen nicht mehr zu erkennen sind. Deutlicher als auf den Sagittalschnitten treten diese Verhältnisse auf den Querschnitten hervor. Auf Fig. 46 (Taf. XVI) ist noch deutlich das ursprüngliche Verhalten zu erkennen, auf Fig. 47

beginnt die Auflösung, indem die trennenden Zellgrenzen zu schwinden anfangen, und in Fig. 48 haben wir ein einheitliches, inneres Zellensyncytium (iz_3) vor uns. Diese undifferenzirte, innere Zellenmasse stellt die einheitliche Primitivanlage dreier sehr verschiedener Organsysteme dar, die wir nun getrennt in ihrem speciellen Entwicklungsgange verfolgen wollen. Aus den centralen Theilen geht der mittlere Darmabschnitt hervor, aus den seitlichen Partien das Mesenchym-Muskelgewebe der Larve und aus dem dorsalen Abschnitt ein Gebilde, welches sehr wahrscheinlich die Herzanlage darstellt. Diese drei Organsysteme sind zunächst untrennbar in dieser inneren Zellenmasse vorhanden, ihre Entfaltung ist die nächste Aufgabe der Entwicklung.

Wir beginnen mit der **Entwicklung des Darmtractus.** Der mittlere Abschnitt desselben geht hervor aus den centralen, vorderen, hinteren und ventralen Partien der inneren Zellenmasse. Die ersten Differenzirungen sind rein histologischer Natur, sie beruhen auf dem Verhalten des Dotters, indem die kleinen stark lichtbrechenden Dotterkörnchen, welche bisher ganz gleichförmig die äußere wie innere Schicht des Keimes erfüllten, sich zu größeren Dotterschollen, die oft in ihrer Mitte einen Kern enthalten, zusammenzuballen beginnen. In seinen ersten Phasen sehen wir diesen Process in Fig. 47 auf Taf. XVI (iz_3), auf den folgenden Stadien werden die Dotterschollen zahlreicher und zahlreicher und schließlich erfüllen sie den größten Theil der centralen Zellenmasse. Das Chromatin der Kerne, welche sie umschließen, wird sehr eng zusammengedrängt, es erscheint auf späteren Stadien nur noch als ein kleiner, fast homogen gefärbter Körper und scheint schließlich zu Grunde zu gehen, während rings im Dotter natürlich noch eine große Zahl normaler Kerne erhalten bleibt. Die Vertheilung dieser Dotterschollen ermöglicht die erste genauere Abgrenzung innerhalb der ganzen Zellenmasse, in so fern dieselben nur im Bereiche der Zellen auftreten, die später zu Theilen des Mitteldarmes werden. Auf diese Weise wird zunächst dorsalwärts eine mächtige Zellenplatte abgeschieden (Taf. XV, Fig. 39—42, Taf. XVI Fig. 50—56 *dzp*), auf die gleiche Weise spalten sich seitlich zwei umfangreiche Zellenpartien ab (Taf. XVI, Fig. 48—53 *mbz*), beides Gebilde, denen wir erst später eine eingehende Betrachtung zukommen lassen werden, hier wollen wir zunächst nur das Schicksal der centralen Masse, die in ihrer Abgrenzung ja nunmehr gegeben ist, weiter verfolgen.

Alle Zellenlagen waren bisher dicht an einander gedrängt, sie beginnen nun sich von einander abzuheben, indem Spalträume im Innern des Körpers auftreten. Unter starker Abrundung und festerem morphologischen Zusammenschlusse der von Dotterschollen erfüllten centralen Zellenmasse treten diese Spalträume zuerst vorn und ventral auf (Fig. 39, 40), sodann dorsal (Fig. 41, 55, 56) und gleichzeitig unter dem Einflusse der Ausbildung des Muskelgewebes auch seitlich (Fig. 51—56), ein Vorgang, den wir später noch genauer kennen lernen werden. Schließlich heben sich die Wände der äußeren Körperschicht weit ab und innerhalb dieses weiten Sackes liegt nun als kleines, abgerundetes Säckchen der Mitteldarm (Fig. 42 *md*), von dessen innerer Struktur noch Einiges nachzuholen ist. Zunächst beginnen im Inneren wieder deutliche Zellgrenzen aufzutreten, welche die späteren Mitteldarmzellen abgrenzen, wie wir sie deutlich ausgeprägt in Fig. 51, 53, 56 auf Taf. XVI sehen, und weiter erscheint im Centrum ein deutliches Lumen (Fig. 53 auf Taf. XVI, Fig. 41, 42 auf Taf. XV), welches sich allmählich unter Abflachung seiner Wandung bedeutend erweitert, und so allmählich dem Mitteldarmsäckchen die Gestalt verleiht, wie wir sie später bei der fertigen Larve kennen lernen werden (Taf. XVI Fig. 44 *md*). Weitere Veränderungen betreffen die seitlichen Partien des Mitteldarmes, in so fern dieselben sich entsprechend den drei Extremitätenpaaren auszustülpen beginnen, und so drei von vorn nach hinten an Größe abnehmende Divertikel jederseits bilden. Fig. 67 auf Taf. XVII zeigt uns die mittlere derselben im Querschnitt (mda_2), die Besprechung der Larvenform wird uns nochmals genauer auf sie zurückführen.

Mit dieser Mitteldarmanlage treten nun zur vollen Ausbildung des ganzen Darmtractus noch zwei weitere Anlagen in Verbindung, ein Stomodäum und ein Proctodäum. Das erstere, die Anlage des Vorderdarmes, lernten wir in seinen frühesten Stadien bereits kennen, aus einer schwachen Vertiefung am vorderen Pole (Fig. 35 *sto*) ging dieselbe in eine tiefe Einsenkung über (Fig. 36 *sto*), die ein deutliches Lumen aufweist. Während diese unter nicht unbeträchtlicher Verdickung der Wandung tief nach innen und hinten wächst, beginnt sich ihre äußere Mündung von der Dorsalseite über die Vorderseite hinweg auf die Ventralseite zu verschieben, und beginnen sich zugleich die äußeren Ränder der Mündung ringförmig aufzuwulsten und zum Schnabel vorzuwachsen. Diese drei Processe gehen unmittelbar neben einander her, deutlich erkennbar ist der Ringwulst bereits in Fig. 38 (*sa*), in Fig. 39 ist er als kleiner Schnabelvorsprung morphologisch schon schärfer ausgeprägt und zugleich seine Verschiebung auf die Ventralseite sehr weit vorgeschritten. In Fig. 40 endlich ist diese Verschiebung ganz vollzogen, indem die untere Begrenzung des Schnabels mit der Ventralseite des Körpers eine gerade Linie bildet, und der Schnabel selbst bereits als umfangreicher Vorsprung vom übrigen Körper abgegliedert erscheint. Seiner ganzen Länge nach durchsetzt ihn die Vorderdarmanlage (*sto*), welche unter leichter, nach oben gerichteter Biegung sich tief in die Mitteldarmanlage einsenkt.

Die weitere Ausbildung des Vorderdarmes beruht nun im Wesentlichen auf der Umbildung des Schnabels in seine typische Gestalt, indem er eine kegelförmige Form mit zierlich aufgeworfenen Rändern annimmt, wie es uns auf einem jüngeren Stadium Fig. 41 (Taf. XV), auf einem älteren Fig. 44 (Taf. XVI) zeigt. Auch ventralwärts ist der Schnabel nunmehr durch eine deutlich erkennbare Furche vom Körper abgegliedert (Fig. 41, 44). Im Vorderdarme selbst vollziehen sich eine Reihe von Veränderungen, deren wir bei der histologischen Schilderung der Larve gedenken wollen, nur ein Process ist hier noch näher zu erörtern, der Durchbruch und die Verbindung des Vorderdarmes mit dem Mitteldarme. Von Fig. 36—41 erscheint der erstere einfach in die Zellenmasse des letzteren eingesenkt, in Fig. 42 ist jedoch der Vorderdarm bereits bis zum Lumen des Mitteldarmes vorgedrungen und durchsetzt so dessen Wandung vollständig. Beide Anlagen verschmelzen schließlich ihre Lumina mit einander, indem ein völliger Durchbruch stattfindet und ein kleiner, ins Darmlumen vorspringender Ringwulst die innere Öffnung trägt (Fig. 44).

Einen dritten Bestandtheil des Darmes bildet endlich noch das Proctodäum. Bis zu dem Stadium von Fig. 41 ist von einem Enddarme noch keine Spur zu sehen, erst wenn die äußere Körperschicht sich weit abgehoben hat, bemerkt man an ihrem hinteren Ende eine kleine Anhäufung von Ektodermzellen, die zipfelförmig gegen die Mitteldarmanlage hin vorwächst (Fig. 42 *pr*). Auf einem etwas älteren Stadium vergrößert sich diese Anlage, sie gewinnt sogar den Anschein einer regelrechten Einstülpung (Fig. 43 *pr*), während zugleich die Mitteldarmanlage in einem deutlich erkennbaren, hinteren Zipfel derselben entgegenwächst. Schließlich verschmelzen beide Anlagen innig mit einander, sie liegen sich gegenseitig dicht an, ohne dass es jedoch bis auf den ältesten von mir beobachteten Stadien zu einem wirklichen Durchbruch gekommen wäre, ein solider Zellenstrang verbindet allein den Mitteldarm mit der Körperwand (Taf. XVI, Fig. 44 *pr*).

Alle bisherigen Angaben über die Bildung des Darmes bei den Pantopoden lassen sich kaum zu einem näheren Vergleiche verwerthen; erwähnen will ich nur, dass Morgan bei *Pallene empusa* ein ganz ähnliches Stomodäum und Proctodäum beschreibt, wie ich hier von *Ammothea*, dass mir dagegen die Beziehungen des Dotters und der in ihm enthaltenen Zellen zu dem späteren Mitteldarme noch keineswegs durch seine Darstellung völlig geklärt erscheinen.

Eng mit der Ausbildung des Darmkanals verknüpft ist die Entstehung der **Herzanlage** in Gestalt einer dorsalwärts sich abspaltenden Zellenplatte. Dieser Process beginnt damit, dass aus der noch gemeinsamen, inneren Zellenmasse heraus Kerne an der Dorsalseite sich anzuhäufen beginnen, wie wir dies sehr deutlich auf den Querschnitten der Fig. 50 und 51 *d.p* sehen. Die Kerne mit ihrem dotterärmeren Protoplasma (Fig. 69, Taf. XVII, *d.p*) grenzen sich nun immer schärfer von den darunter gelegenen, eigentlichen Mitteldarmzellen ab und bilden schließlich eine wohl differenzirte, über die ganze Dorsalseite hinziehende Zellenplatte. Der Process der Abschnürung, der ganz allmählich stattfindet, ist dargestellt auf dem Sagittalschnitt von Fig. 39 (*d.p*) auf Taf. XV, sowie auf den Figuren 51 und 52 (*d.p*) auf Taf. XVI, die abgeschnürte Platte im Sagittalschnitt auf Fig. 41, 42 (Taf. XV), im Querschnitt auf Fig. 53—56 (Taf. XVI) und endlich in ihrem ganzen Querverlaufe auf Fig. 70 (Taf. XVII). Sie bildet sonach fertig ausgebildet eine langgestreckte Scheibe, welche die ganze Dorsalseite einnimmt, an den Seiten aber sich nur wenig nach unten umschlägt. Während Kerne und Protoplasma sich bisher abgesehen von einem etwas geringeren Dottergehalt kaum von den Mitteldarmzellen unterschieden, ändert sich dies nun beim Abheben der äußeren Körperschicht, in so fern als das Chromatin der Kerne sich eng zusammenballt und eine sehr dunkle Färbung annimmt, das Plasma jede Spur von Dotterkörnern verliert und an ihrer Stelle zahlreiche feine Konkrementkörnchen enthält, welche in den Zwischenräumen weiter Vacuolen gelegen sind. Im Querschnitt zeigt uns dieses Verhalten Fig. 71 (Taf. XVII) *d.p*, im Sagittalschnitt Fig. 42 (Taf. XV). Noch nach dem Ausschlüpfen der Larve ist das Gewebe sehr wohl erhalten, dann aber beginnt seine Auflösung, indem die bisher kompakte Zellenplatte ihren engen Zusammenhang verliert und ihre Bestandtheile sich in dem Larvenkörper vertheilen. Und zwar liegen sie zerstreut in dem Raume zwischen Mitteldarmsäckchen und dorsaler Körperwand, wie es beispielsweise der Sagittalschnitt von Fig. 44 auf Taf. XVI (*d.p*) deutlich zeigt; zuweilen glaubte ich sogar eine gewisse Regel in ihrer Anordnung bemerken zu können, in so fern sie hauptsächlich in zwei Sagittalebenen zu beiden Seiten über dem Darme sich vorfanden. Ihre eigenthümliche, histologische Struktur lässt darauf schließen, dass sie zum mindesten vorübergehend eine exkretorische Funktion besitzen, wofür eben die Vacuolen und Konkremente im Inneren der Zellen sprechen würden, und welche darin bestände, die Abfallprodukte des resorbirten Dotters in sich aufzunehmen, wozu sie ihre enge Beziehung zu den Mitteldarmzellen sehr wohl befähigen könnte. Andererseits scheinen sie jedoch damit ihre Rolle noch nicht ausgespielt zu haben, sie bleiben dem Larvenkörper erhalten, und ihre Lage und Anordnung lässt die Deutung nicht als allzu gewagt erscheinen, in ihnen die Bildner des Herzschlauches zu sehen. Immerhin kann erst das Studium älterer Stadien, wie sie mir leider nicht mehr zur Verfügung standen, und die Verknüpfung mit der Organisation des fertigen Thieres uns hierüber völlige Klarheit verschaffen. Beobachtet wurde die Herzanlage bisher nur von Morgan, er leitet sie bei *Pallene* aus einem dorsal gelegenen Schizocölraum ab, bei *Tanystylum* dagegen ist sie erst auf einem vorgerückten Stadium der Metamorphose zu erkennen.

Wir kommen endlich zur Ausbildung des dritten und letzten Bestandtheiles der inneren Zellenmasse, zur **Entwicklung des Muskel- und Bindegewebes.** Wir sahen oben, dass die Differenzirung der Mitteldarmzellen mit der Ausbildung großer Dotterschollen im Inneren begann, und dass dieser Process von innen nach außen fortschritt, freilich nur bis zu einer bestimmten Grenze. Er tritt nie auf im Bereiche der dorsalen Zellenplatte, er findet sich gleichfalls nie in den seitlichen Zellenmassen, und hiermit ist schon frühzeitig ein Gegensatz zwischen diesen Partien und den centralen Bestandtheilen geschaffen, dann schon, wenn im Übrigen die ganze innere Zellenmasse noch ein einheitliches Gebilde darstellt. Die seitlichen Zellpartien erfüllen vollständig die Extremitäten, wie es nicht anders möglich ist, wenn wir uns die Bildungsgeschichte derselben ins Gedächtnis zurückrufen, wonach sie nur einen durch die Ventralrinne abgegliederten Theil der gesammten Körpermasse bilden, die seitlichen Partien erstrecken sich außerdem von den Extremitäten aus seitlich an der Körperwand empor (Taf. XVI, Fig. 48 *mbx*). Nicht lange bleibt dieser Zustand bestehen, dann beginnt eine immer schärfer werdende Trennungslinie eine definitive Scheidung zwischen inneren Mitteldarmzellen und den seitlichen Zellenplatten herbeizuführen. Ich habe versucht in Fig. 49 auf Taf. XVI das erste Auftreten dieser Trennungslinie darzustellen, kaum bemerkbar zieht sie von der Umbiegungsstelle der Ventralseite quer hinüber an die obere Hälfte der seitlichen Körperwand. In Fig. 50 endlich ist diese Linie bereits sehr scharf ausgeprägt (mb_2), die Trennung hat sich vollzogen. Im Allgemeinen sind die Dotterkörner in den seitlich gelegenen Zellen kleiner als in den Mitteldarmzellen, und so kommt auch ein, freilich nur geringer histologischer Gegensatz beider Schichten zu Stande, der erst durch die beginnende Umwandlung derselben zu ihren specifischen Organsystemen beträchtlich verstärkt wird. Die gesammte, seitlich abgeschnürte Masse bildet also jederseits eine namentlich an den Ansatzstellen der Extremitäten mächtig verdickte Zellenplatte, welche den ganzen Raum zwischen Mitteldarmanlage und Körperwand sowie die gesammten Extremitäten erfüllt. So zeigt es uns beispielsweise Fig. 50 (mb_2).

Die weiteren Differenzirungen vollziehen sich nun im Wesentlichen in der Weise, dass Zellgrenzen für jeden Kern eine bestimmte Plasmamasse aus dem Syncytium abgrenzen, dass weiter eine Ablösung der gesammten Masse von Mitteldarm und Körperwand erfolgt. Die neu abgegrenzten Zellen (Fig. 51—53 m_2) zeichnen sich zum weitaus größten Theile durch eine langgestreckte, spindelförmige Gestalt aus, sie werden zum größeren Theile zu Muskelzellen, die, wie wir später noch sehen werden, einen sehr bedeutenden Bestandtheil der Larvenorganisation bilden. Zur Spindelform tritt sehr bald noch eine zweite histologische Differenzirung, nämlich die Ausscheidung feinster Fibrillen in der Längsrichtung der Zelle, und diese Fibrillen sind nichts Anderes, als die späteren kontraktilen Muskelfasern, die allmählich innerhalb der Zelle auf Kosten des Plasmas und der Dotterkörner zunehmen. Die ersten Fibrillen sind in Fig. 54 an einigen Extremitätenmuskelzellen wahrzunehmen, in Fig. 55 sind die Körpermuskeln ihnen nachgefolgt, in Fig. 56 überwiegt bereits die fibrilläre Partie gegenüber Plasma, Dotterkörnern und Kern. Ganz allmählich vollzieht sich dieser Übergang der spindelförmigen Zellen zur typischen Muskelfaser, immer mächtiger werden die fibrillären Fasermassen, immer mehr nehmen Plasma und Dotterkörner an Umfang ab (vgl. Fig. 53—55), in Fig. 56 ist die Muskelfaser bereits deutlich ausgeprägt, seitlich liegt ihr das Protoplasma mit dem Kern und einigen Dotterkörnern an, und in Fig. 57 endlich ist die Muskelfaser völlig ausgebildet, bis schließlich der letzte Rest von Plasma und Dotterkörnern auch noch schwindet. Gleichzeitig mit diesen strukturellen Umbildungen hat sich die Körperwand abgehoben, Lückenräume treten auf, deren Zustandekommen wir schon gelegentlich der Betrachtung des Darmtractus kennen lernten, und die sich nun auch zwischen die einzelnen Muskelzellen einschieben (Fig. 51—53, 55—57), so dass dieselben endlich frei einen weiten Leibesraum in den verschiedensten Richtungen durchqueren. Ihre typische Anordnung im Einzelnen kennen zu lernen, dazu wird uns die Betrachtung der Larvenorganisation Gelegenheit geben.

Aber nicht alle spindelförmigen Zellen wandeln sich zu Muskelzellen um, ein kleiner Theil von mehr abgerundeter Form bleibt zurück (Fig. 54—57 *bz*) und bildet Mesenchymzellen, die in spärlicher Anzahl das Innere des Larvenkörpers durchziehen. Irgend welche regelmäßige Anordnung weisen sie nicht auf, von den Seiten schieben sie sich bald auch in die oberen und unteren medianen Theile des Körpers ein und sind dann überall anzutreffen (Fig. 40—42, 55, 56 *bz*).

Ich muss die unregelmäßige Lagerung dieser Zellelemente ganz besonders betonen, weil Morgan glaubt, aus ihrer Anordnung auf ein Cölom schließen zu können. Was er für *Tanystylum* als solches ansieht, ist wohl außerordentlich problematischer Natur (man vgl. hierzu auf seiner Pl. I die Fig. 13 *M*), größere Beachtung verdienen seine Angaben über *Pallene empusa*. Hier beschreibt er in jeder Extremität einen wohl abgegrenzten Hohlraum des Mesoblasts als Cölom. Ich glaube, es lässt sich leicht erweisen, dass dieses vermuthliche Cölom nichts weiter ist, als der Spaltraum, welcher zwischen den beiden Muskellagen der Extremitäten auftritt. Derselbe ist völlig konstant, aber diese Konstanz beruht nicht auf einem morphologisch gesonderten und differenzirten Hohlraum, sondern auf der konstanten Lage bestimmter Muskelzellen. Und damit hängt es auch zusammen, dass die Zellen, welche diesen Hohlraum abgrenzen, etwas anders aussehen, als die beispielsweise mehr nach innen hin gelegenen Mesenchymzellen, es sind eben sich ausbildende, spindelförmige Muskelzellen, wie ich mit Sicherheit aus Morgan's Darstellung schließen zu dürfen glaube. Zudem fehlt bei ihm jeder Hinweis auf die Muskelzellen trotz der mächtigen Entfaltung derselben im Körper der Pantopodenlarve. Ein Cölom kann ich mithin für die Pantopoden durchaus nicht als erwiesen betrachten, muss die Annahme eines solchen vielmehr, zum mindesten für *Ammothea*, völlig zurückweisen. Über die Differenzirung des Muskelbindegewebes finde ich in der Litteratur keine verwendbaren Angaben.

Die theoretische Bedeutung dieser Vorgänge werden wir am Schlusse erörtern, einige Bemerkungen nur seien hier noch angefügt. Davon ausgehend, jede Organanlage so präcis als irgend möglich auf ihr frühestes embryonales Auftreten zurückzuführen, nahm ich im Anfange meiner Untersuchung die ganze innere Zellenmasse zunächst als reine Mitteldarmanlage in Anspruch, wofür ja Mancherlei in sehr verführerischer Weise sprach und suchte demgemäß nach einem anderen Ursprungsorte für das Muskelbindegewebe, also beispielsweise im Ektoderm. Alle Versuche, die in dieser Hinsicht unternommen wurden, mussten schließlich bei sorgfältigster Kontrolle als unhaltbar aufgegeben werden, täuschend wirkte hier namentlich der dicke Zellenwulst an der oberen Ansatzstelle der Extremitäten, der nichts Anderes als die Ausbildung der Gelenkverbindung zwischen Körperwand und Extremität darstellt. Ich will hier nicht alle die mühseligen, in dieser Hinsicht vorgenommenen Versuche aufzählen, es genügt, ihre völlige Resultatlosigkeit nochmals hervorzuheben, und eben so resultatlos erwies sich der Versuch, nun, nachdem der Entstehungsort sicher festgestellt war, die Trennung der Anlagen weiter zurückzuführen als bis zu dem Stadium der Fig. 49 oder allenfalls noch der Fig. 48. Jede vorgenommene Trennung auf den jüngeren Stadien erwies sich als durchaus künstlich und gezwungen, eben so wie sie auf den nur wenig älteren Stadien ohne Weiteres in die Augen fällt, und so blieb schließlich der geschilderte Entwicklungsgang als unumgehbare Thatsache für mich bestehen.

Gänzlich vernachlässigt haben wir bisher die Umbildungen der äußeren Körperschicht, sowie die aus derselben sich ableitenden Organe, wir müssen dieselben nunmehr nachholen. Zunächst gehört hierher die **Ausbildung des äußeren Körperepithels**, es entsteht direkt aus der äußeren Keimschicht unter starker Abflachung ihrer Zellen, und scheidet kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve eine feine Cuticula ab, die in Folge der Konservirung meist weit abgehoben erscheint (vgl. beispielsweise Taf. XVII, Fig. 66—68). Diese Cuticula bekleidet nicht nur alle äußeren Körpertheile der Larve bis zu den äußersten Spitzen der Extremitäten, sie erstreckt sich auch weit in den Ösophagus hinein als unmittelbare Fortsetzung der Cuticula des Schnabels. Weiter entstehen von der äußeren Keimschicht aus alle **Drüsen** der Extremitäten, ihre Entwicklung wird uns jedoch erst nach der Kenntnis des fertigen Baues völlig verständlich sein.

Als wichtigstes ektodermales Gebilde ist das **Nervensystem** anzusehen. Wie ich vorausgreifend bemerken will, sind an der Larve von *Ammothea* neben dem oberen Schlundganglion drei Paare von Bauchganglien nebst Anlage eines vierten Ganglions zu unterscheiden. Alle diese Theile leiten sich aus Wucherungen der äußeren Keimschicht ab. Zu der Zeit, wo Stomodäum und Ventralrinne sich an zwei einander entgegengesetzten Seiten des Keimes anzulegen beginnen, bemerkt man an der Dorsalseite jederseits vom Stomodäum eine mächtige Verdickung (Taf. XVI, Fig. 60 *osg*), die schnell an Umfang zunimmt, sich nach innen verbreitert, nach außen hin dagegen vom Ektoderm abschnürt und mit ihren beiden Hälften in der Medianebene nähert (Fig. 61 *osg*). Schließlich verschmelzen die beiden Hälften und bilden nun das einheitliche obere Schlundganglion (Fig. 59 und 66 *osg*), dessen Bau im Einzelnen wir genauer bei der Schilderung der Larvenorganisation kennen lernen werden.

An der Ventralseite treten zunächst drei wohl geschiedene Ganglienanlagen auf. Das erste Bauchganglion entsteht ganz im vorderen Theile des Embryos zu beiden Seiten des Stomodäums in dem Winkel zwischen Ventralseite und der ersten Extremität, stellt zunächst eine einfache knötchenförmige Verdickung des Ektoderms dar (Fig. 62 bg_1), schnürt sich dann ab und rückt so ins Innere zwischen die Zellen der Mitteldarmanlage und des Muskelbindegewebes (Fig. 63 bg_1), deren Scheidung noch nicht ganz vollzogen ist. In seinem weiteren Schicksal unterscheidet es sich von allen übrigen Bauchganglien, indem es sich immer mehr dorsalwärts verschiebt, mit dem oberen Schlundganglion in Verbindung tritt und zugleich einen steten Zusammenhang mit der Bauchganglienkette bewahrt, so dass es mithin den Hauptbestandtheil der Schlundkommissur bildet, in deren Mitte es eingelagert erscheint (Fig. 59 bg_1). Auf seine Bedeutung und seine weiteren Beziehungen zum Larvenkörper kommen wir später zurück.

Zweites und drittes Bauchganglion entstehen sehr eng neben einander, so dass sie fast eine einzige Anlage darstellen. Dieselbe liegt direkt auf der Ventralseite im Bereiche der zweiten und dritten Extremität, auch sie stellt zunächst eine einfache Verdickung des Ektoderms zu beiden Seiten der Medianebene dar (Fig. 64 bg_{2+3}), wulstet sich dann mächtig empor, um mit ihren beiderseitigen Hälften zur Ausbildung der Querkommissur zu verschmelzen (Fig. 65 bg_{2+3}), und löst sich endlich ganz vom Ektoderm ab (Taf. XVII, Fig. 67 bg_{2+3}). Auf den Querschnitten ist die Zweitheilung der ganzen Anlage nicht zu erkennen, desto deutlicher tritt sie auf den Sagittalschnitten von Fig. 38 und 40 (bg_2 und bg_3) auf Taf. XV hervor. Einen Überblick über alle drei Bauchganglienpaare giebt uns der Frontalschnitt von Fig. 58 auf Taf. XVI. Derselbe schneidet direkt die Ventralseite, vorn erkennen wir neben dem Stomodäum das kleine erste Bauchganglion (bg_1), dahinter liegt eine mächtige, lang gestreckte Zellenmasse, die durch einen Einschnitt in zwei Hälften zerfällt, die Anlagen des zweiten und dritten Bauchganglions (bg_2 und bg_3).

Die Anlage des vierten Bauchganglions erfolgt beträchtlich später, zuerst zu beobachten ist sie kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve, bildet während der Larvenperiode eine beträchtliche Anschwellung zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie (Taf. XVII, Fig. 68 bg_4) und behält diesen Zusammenhang mit dem Ektoderm bis zu den ältesten von mir beobachteten Stadien bei.

Nähere Angaben über die Entwicklung des Nervensystems der Pantopoden besitzen wir von MORGAN. Bei *Pallene empusa* verläuft dieselbe derart, dass auf eine vorausgehende Zellenwucherung eine tiefe Einstülpung nachfolgt, die eine längliche Grube jederseits bildet, sich später verschließt, aber noch lange als abgeschlossener Hohlraum in den Ganglien erhalten bleibt. Von diesen sogenannten Ventralorganen, die bei *Pallene* ganz zweifellos vorhanden sind, konnte ich trotz der allergrößten Mühe keine Spur auffinden, auf allen genau untersuchten Stadien fand sich nie irgend etwas von einer Einstülpung oder einem inneren Hohlraume, und ich muss dieselben desshalb für *Ammothea* durchaus in Abrede stellen, eben so wie mir ihr Vorhandensein für *Tanystylum*, welches sich in seinem Entwicklungstypus nahe an *Ammothea* anschließt und wo sie nach MORGAN gleichfalls vorhanden sein sollen, keineswegs als erwiesen erscheint. Eine Verallgemeinerung ihrer Bedeutung für phylogenetische Beziehungen bedarf demnach wohl sehr der Einschränkung.

Endlich noch einige Worte über die Ausbildung der Längskommissuren. Dieselben entstehen nur zum geringeren Theile durch Auswachsen der Ganglien selbst, direkte Wucherungen des Ektoderms mögen hauptsächlich an ihrer Bildung Theil haben, wenigstens sieht man sehr oft die entsprechenden Zellenstränge in engem Zusammenhange mit dem Ektoderm (Taf. XVI, Fig. 54, 56 *sc*). Auch die Längskommissuren zwischen drittem und vierten Bauchganglion fand ich in stetem Zusammenhang mit dem Ektoderm.

Es blieben uns endlich als ektodermale Gebilde noch die Sinnesorgane zu betrachten übrig. Dieselben spielen in der Organisation der Pantopodenlarve nur eine sehr untergeordnete Rolle, einigermaßen entwickelt sind nur die **Augen**. Meine Untersuchungen betreffs der Entwicklung derselben lehrten mich nun zwar, dass dieselben ziemlich weit seitlich aus einander liegenden und allmählich sich der Medianebene nähernden Faltungen des Ektoderms ihren Ursprung verdanken, die näheren Einzelheiten wage ich jedoch bei der Kleinheit und

Komplicirtheit des Objektes nicht zu einem Ganzen zu vereinigen. Ich beschränke mich desshalb darauf, im nächsten Abschnitt eine genaue Schilderung des fertigen Baues des Larvenauges zu geben, bis mir eine spätere Untersuchung Gelegenheit zum Vergleiche mit anderen Formen bieten wird, wodurch allein ein sicheres Urtheil in dieser Frage zu ermöglichen ist. Auch MORGAN's Angaben für diese jüngsten Stadien bringen keinen Aufschluss über ihre früheste Ausbildung, DOHRN lässt sie aus zwei nach innen gerichteten Vorwölbungen der Hypodermis entstehen, die sich mit ihren einander zugekehrten kugeligen Flächen berühren.

3. Die Organisation der Larve.

Die Larve von *Ammothea echinata* besitzt nach dem Ausschlüpfen einen fast quadratischen, abgeplatteten Körper, an dessen Ventralseite ein Schnabel und drei Paare von Extremitäten ansitzen. Der Körper, dessen Ecken stark abgerundet sind, ist von der Dorsalseite aus gesehen (Taf. XIV, Fig. 14) vorn am breitesten und verjüngt sich allmählich nach hinten, in der Seitenansicht zeigt er ovalen Umriss (Taf. XIV, Fig. 15), im Querschnitt flacht er sich von vorn (Taf. XVII, Fig. 66) nach hinten (Fig. 67 und 68) ab. Diese Abplattung des Körpers vollzieht sich unmittelbar nach dem Ausschlüpfen.

Ventral und vorn sitzt dem Körper der Schnabel an, der aus einer unpaaren Vorwölbung des Körpers über dem Stomodäum entstanden ist, er besitzt eine sehr zierlich geschweifte, kegelförmige Gestalt, ist durch eine ringförmige Falte scharf vom übrigen Körper abgesetzt und trägt an seiner Spitze eine trichterförmige Einsenkung, in deren Grund der eigentliche Mund gelegen ist (Taf. XVI, Fig. 44). Im Inneren enthält er den Vorderdarm nebst dessen zugehörigen Muskeln, Drüsen und Ganglien.

Von den drei Extremitätenpaaren sitzt das erste und größte der Vorderseite des Körpers oberhalb des Schnabels an, die beiden übrigen sind den Seitentheilen des Körpers eingelenkt. Alle Extremitäten bestehen aus drei Bestandtheilen, einem Basal-, Mittel- und Endglied. Das Basalglied (Taf. XIV, Fig. 13 und 15) vermittelt die Verbindung mit dem Körper, bei der ersten Extremität ist es sehr umfangreich, bei der zweiten und dritten dagegen klein. An seinem äußeren, distalen Rande trägt es bei allen Extremitäten einen Dorn, welcher durchbohrt ist und den Ausführgang einer Drüse aufnimmt. Wie schon das Basalglied der ersten Extremität am mächtigsten entwickelt ist, so hat hier auch der Dorn nebst der zugehörigen Drüse seine stärkste

Ausbildung erlangt (Taf. XIV, Fig. 13 d_1). Diese Dornen können bei den verschiedenen Species der Pantopoden im Übrigen eine sehr mannigfache Form annehmen, und zum Theil sogar ganz fehlen. Das Mittelglied ist sehr verschieden gestaltet, bei der ersten Extremität zieht es sich zu dem feststehenden, hakenförmig gebogenen Gliede einer Schere aus (Fig. 13), bei der zweiten und dritten Extremität bildet es den langgestreckten Hauptstamm eines Schreitfußes (Fig. 13). An ihrer Spitze tragen die Extremitäten endlich noch das Endglied, welches bei der ersten Extremität einen beweglichen Scherenast darstellt (Fig. 13) und die Mündungen eines besonderen Drüsenkomplexes aufnimmt, bei der zweiten und dritten Extremität zu besonderen Endklauen umgewandelt ist, mit deren Hilfe sich die Larve festklammert (Fig. 13). Diese Endklauen sind als ein den übrigen völlig gleichwerthiges Extremitätenglied anzusehen, wie dies ja am deutlichsten aus ihrer Entwicklung hervorgeht, aber auch auf späteren Stadien enthalten sie stets im Inneren einige Hypodermiskerne. Zur Vervollständigung der äußeren Gestalt wäre endlich noch die Anlage des vierten Beinpaares zu erwähnen, welche sich als kleiner, stumpfer Höcker unmittelbar hinter der dritten Extremität erhebt und bis zu den ältesten von mir beobachteten Stadien diese Gestalt unverändert beibehielt (Taf. XIV, Fig. 13—15 ext_4).

Die Schilderung des inneren Baues der Larve beginnen wir mit der **Hypodermis**, die ein äußerst stark abgeplattetes Epithel darstellt und an ihrer Oberfläche eine sehr zarte, in Folge der Konservirung meist weit abgehobene Cuticula abgeschieden hat. Von besonderer Bedeutung sind die **Drüsen**, welche ihr zugerechnet werden müssen, und von denen wir zuerst die eigentlichen Extremitätendrüsen betrachten wollen. Dieselben finden sich an allen drei Extremitätenpaaren, wo sie auf der Spitze der Dornen ausmünden, unterscheiden sich aber recht beträchtlich in ihrer Ausbildung. Die Drüse der ersten Extremität ist ein sehr umfangreiches Organ, ihr Drüsenkörper (Fig. 13 *ext.dr.I*) liegt am proximalen Ende des Basalgliedes und sendet einen feinen Ausführgang (ag_1) durch das ganze Glied hindurch in den Dorn hinein. Im Einzelnen ist ihr Bau sehr komplicirt. Im Drüsenkörper unterscheiden wir zunächst zwei mächtige Drüsenzellen mit je einem großen, auf späteren Stadien zusammenschrumpfenden Kern und einer eigenthümlichen, fadenförmigen Struktur des Protoplasmas, in welche dunklere Körnchen eingelagert sind (Taf. XVII, Fig. 77 dz). Diese beiden großen Zellen, welche schon frühzeitig dem Beobachter in die Augen fielen, sind wohl zweifellos die eigentlichen

Sekretzellen. Umhüllt werden sie von einem äußeren, dünnen Epithelbelage (*epz*), an ihrer Vorderseite sitzen ihnen zwei kleinere Zellen (*rz*) auf, in deren Plasma ein feines Rohr frei hineinragt, und welche wohl als eine Art Sammelreservoir der Sekretprodukte aufzufassen sind. Das Rohr, welches den Ausführgang darstellt, besitzt äußerst zarte Wände, vor seinem Eintritt in den Dorn liegt ihm ganz konstant seine Bildungszelle auf (Fig. 77 *agz*), es durchzieht sodann den ganzen Dorn und mündet endlich an dessen Spitze aus. Das Sekret der Drüse besteht aus einem feinen Faden, mit dessen Hilfe die Larve sich zu fixiren vermag.

Entwicklungsgeschichtlich haben wir noch die Ausbildung dieser Drüse nachzuholen, da ohne Kenntnis ihres Baues dieselbe schwer zu verstehen gewesen wäre. Auf einem noch sehr jungen Stadium, wenn die Ventralrinne sich eben ausgebildet haben mag, bemerkt man etwa an der Stelle, wo die äußere Wandung der ersten Extremität in die Dorsalseite übergeht, einige kleine, aus dem Ektoderm austretende Zellen (Taf. XVII, Fig. 72 *ext.dr.I*), die rasch an Größe zunehmen, einen Hof von dunkler gefärbtem, dotterfreien Protoplasma um sich ansammeln, aber ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm noch bewahren (Fig. 73 *ext.dr.I*). Endlich lösen sie sich völlig los, aber kleinere Zellen drängen noch nach (Fig. 74 *ext.dr.I*), worauf dann die Drüsenzellen mächtig anschwellen, die kleineren Zellen sich epithelial um dieselben anordnen (Fig. 75, 76), am vorderen Ende sich in die Länge strecken und zu dem Ausführgang ausziehen (Fig. 76 *ext.dr.I*). Alle oben beschriebenen Theile der Drüse sind mithin auf diesem Stadium bereits angelegt, alle leiten sich von der gleichen Ektodermwucherung ab.

Während die Drüsen der ersten Extremität wohl von den meisten früheren Beobachtern in ihren Grundzügen erkannt worden sind und nur in sehr wenigen Fällen überhaupt zu fehlen scheinen, haben sich die Drüsen der zweiten und dritten Extremität bisher völlig der Beobachtung entzogen. Sie liegen als kleine, einfache Zellenhäufchen in den entsprechenden Basalgliedern (Fig. 13, 15 *ext.dr.II* und *III*) und senden einen engen Ausführgang durch den Dorn derselben hindurch. Den feineren Bau zeigt Fig. 17 auf Taf. XIV, auch hier sind zwei Zellenlagen zu unterscheiden, einmal die inneren Drüsenzellen mit helleren und größeren Kernen, und dann ein äußerer Zellenbelag mit kleineren, dunkler gefärbten Kernen. Immerhin ist der Unterschied beider Zellenarten hier lange nicht so auffallend wie bei der ersten Extremität, aber beider Verhältnisse lassen sich durchaus auf einander beziehen, indem eben die inneren Drüsenzellen hier sich stark vergrößerten und auf die konstante Zahl von zwei Zellen fixirten. Morphologisch müssen beide Drüsenformen als durchaus gleichwerthig angesehen werden, beides sind Hautdrüsen, wie es ja der enge Zusammenhang der zweiten und dritten Extremitätendrüse mit dem Ektoderm ohne Weiteres verständlich macht.

Völlig unbeachtet bis jetzt geblieben ist endlich noch eine weitere, der ersten Extremität allein zukommende Drüse, deren Entstehung mit der Ausbildung der Schere zusammenzuhängen scheint, wir wollen sie als Scherendrüse bezeichnen. Dieselbe besitzt einen recht ansehnlichen Umfang (Fig. 13—15 *sdr*). Mit einem mächtigen Bündel von Drüsenzellen unmittelbar vor der ersten Extremitätendrüse beginnend zieht sie zunächst direkt nach außen, biegt dann in scharfem Winkel nach vorn um und durchsetzt nun die ganze erste Extremität bis in das bewegliche Scherenglied hinein, wo sie unter allmählicher Abnahme der Drüsenzellen auszumünden scheint. Die histologische Struktur der Drüse zeigt Fig. 18 auf Taf. XIV, welche einen Sagittalschnitt der ersten Extremität darstellt. Große, vacuolenreiche Drüsenzellen bilden den Hauptbestandtheil der Drüse, ihre Ausführgänge vereinigen sich zu einem ventral gelegenen Röhrenbündel, welches bis in das Scherenglied hineinzieht, dessen wirkliche Mündungen ich jedoch nicht mit Sicherheit feststellen konnte. Entwicklungsgeschichtlich leitet sich die Drüse gleichfalls direkt vom Ektoderm ab, auf Fig. 75 (Taf. XVII) sehen wir ihre erste Anlage vor der ersten Extremitätendrüse in Gestalt einer starken Zellenwucherung (*sdr*) gelegen, welche nach der Lage, die auf einem nur wenig älteren Stadium (Fig. 76) die Scherendrüsenanlage (*sdr*) einnimmt, ohne Weiteres auf dieselbe bezogen werden kann.

Als einzige vielleicht mit der Scherendrüse vergleichbare Gebilde wären die sackförmigen Drüsen anzuführen, welche v. Lendenfeld bei *Phoxichilidium plumulariae* beschreibt und die auf zahlreichen Poren beider Scherenarme ausmünden. Weitere Angaben über ähnliche Gebilde vermochte ich in der bisherigen Litteratur nicht aufzufinden.

An die Betrachtung der Drüsen schließen wir das **Muskelsystem** an, welches im Larvenkörper ein sehr komplicirtes und umfangreiches Organsystem darstellt. Die Entwicklung der Muskeln lernten wir bereits kennen, im erwachsenen Zustande fallen sie vor Allem durch die außerordentlich deutliche Querstreifung auf, die sich selbst bei den längsten Muskeln kaum mehr als sieben- bis achtmal wiederholt.

Fig. 16 auf Taf. XIV giebt ein typisches Bild dieser histologischen Struktur.

Ihrer Anordnung nach zerfallen die Muskeln in zwei Hauptgruppen, in die Muskeln des Körperstammes und in diejenigen der Extremitäten. Die ersteren lassen sich wiederum in drei verschiedene Abtheilungen scheiden, einmal in solche, die von einer Stelle des Körperstammes zu einer anderen Partie desselben ziehen, zweitens in solche, welche die Bewegung des Schnabels besorgen, und drittens endlich in diejenigen, welche die Extremitäten als Ganzes bewegen.

Von der ersten Gruppe, den reinen Stammmuskeln, sind nur wenige vorhanden, es handelt sich um kleine Dorsoventralmuskeln (*m.d.v*), die in der Zweizahl jederseits an der Dorsalwand im hinteren Theile des Körpers entspringen, zwischen der zweiten und dritten Darmausstülpung schräg nach vorn und innen ziehen und schließlich an der Ventralseite seitlich vom zweiten und dritten Bauchganglion inseriren (vgl. hierzu wie zu der ganzen folgenden Darstellung die Figg. 13—15 auf Taf. XIV). Ihre Wirkung besteht in einer Abflachung der Körperscheibe durch Kontraktion, und einem Wiederausdehnen bei Erschlaffung, Bewegungen, wie sie wohl die Athmung und die Cirkulation der Leibessäfte erfordern.

Ein weiteres System der Körpermuskeln dient zur Bewegung des Schnabels, und zwar theils als Streck-, und theils als Beugemuskeln. Die Streckmuskeln (*m.ext.r*) bestehen aus vier einzelnen, paarig angeordneten Muskeln, die genau zu beiden Seiten der Medianebene von der dorsalen Wand entspringen, nach vorn und unten zwischen den Schlundkommissuren hindurchziehen und jenseits derselben an der dorsalen Schnabelwand inseriren. Ihre Kontraktion bewirkt ein direktes Emporziehen des Schnabels in der Medianebene. Die Beuger werden durch zwei seitliche, dorsoventrale Systeme dargestellt, sie entspringen als doppeltes Faserbündel jederseits von der Dorsalseite vor und seitlich von den Dorsoventralmuskeln, ziehen dann im Bogen nach vorn und unten, wobei sie sich genau der Einbuchtung zwischen der ersten und zweiten Magenausstülpung anschmiegen, und inseriren endlich auf der Ventralseite an der seitlichen Gelenkverbindung zwischen Schnabel und Körper mit einer deutlich ausgeprägten Sehnenplatte (*m.fl.r*). Bei gleichzeitiger Kontraktion werden sie den Schnabel nach unten beugen, bei einseitiger Wirkung vermögen sie ihn außerdem aus der Medianebene heraus nach rechts oder links zu drehen.

Am zahlreichsten sind die Muskeln zur Bewegung der Extremitäten, jedoch sind dieselben keineswegs für alle drei Extremitätenpaare gleich ausgebildet, sondern weisen für jedes Paar besondere Eigenthümlichkeiten auf. Wir beginnen mit der ersten Extremität, deren Bewegungsmechanismus weitaus der komplicirteste ist, und ebenfalls in die zwei Systeme der Extensoren und Flexoren zerfällt. Die Extensoren bilden zwei, je aus einem doppelten Muskelbündel bestehende Gruppen, eine äußere und eine innere, die sämmtlich von der Dorsalwand des Körpers seitlich von den Extensores rostri entspringen und an der dorsalen Gelenkverbindung der ersten Extremität inseriren. Die inneren Streckmuskeln (*m.ext.I.i*) liegen näher an der Medianebene, sie heben die erste Extremität nach oben und innen, die äußeren liegen seitlich davon (*m.ext.I.e*), sie bewegen die Extremität nach oben und außen. Von ihren Antagonisten ist nur die äußere Gruppe vorhanden, sie entspringen (*m.fl.I*) ziemlich entfernt von der Medianebene an den Seitenwänden des Körpers und ziehen schräg nach unten und vorn, um hier an den Außenseiten der unteren Gelenkfläche der ersten Extremität zu inseriren. Demnach bebewegt ihre Kontraktion die erste Extremität nach außen und unten.

Durchaus anders gestaltet ist das Beuge- und Strecksystem der zweiten Extremität. Als Strecker müssen zwei Muskeln gelten, die von der seitlichen Wandung zwischen den Beugern der ersten Extremität und des Schnabels entspringen, divergirend schräg nach vorn, unten und außen ziehen und an den oberen, proximalen Ecken des ersten Gliedes der zweiten Extremität inseriren. Der vordere (*m.ext.II.a*) wird auf diese Weise die zweite Extremität nach vorn und oben ziehen, die hintere (*m.ext.II.p*) nach oben und hinten. Der Beugemuskel der zweiten Extremität (*m.fl.II*) nimmt dagegen eine Sonderstellung unter allen übrigen Muskeln ein, indem er von der Ventralseite am vorderen Rande des zweiten und dritten Bauchganglions mit sehr starker Ursprungssehne entspringt und schräg nach außen an den unteren Rand des ersten Gliedes der zweiten Extremität zieht, um hier zu inseriren. Er vermag die zweite Extremität nach der Ventralseite hin zu beugen.

Wieder anders liegen die Verhältnisse bei den Streckern und Beugern der dritten Extremität, in so fern hier alle zusammen in einer Gruppe von der hinteren Seitenwand entspringen. Die Extensoren (*m..ext.III.a* und *m.ext.III.p*) verhalten sich nach Anordnung und Wirkung im Übrigen ganz wie die entsprechenden Muskeln der zweiten Extremität, der Flexor (*m.fl.III*) liegt etwas nach innen von ihnen, zieht schräg nach unten und außen und inserirt an der entgegengesetzten, also unteren Gelenkfläche des ersten Gliedes, beugt also die dritte Extremität ventralwärts.

An die Muskulatur des Körperstammes schließt sich eine nicht minder reich entwickelte innerhalb der Extremitäten an zur Bewegung der einzelnen Glieder unter einander. Und zwar gilt dies namentlich für die erste Extremität. Die Muskeln innerhalb des Basalgliedes dienen zur Bewegung des festen Scherenastes, Strecker und Beuger haben hier noch weit mehr als bisher ihre einfache Thätigkeit aufgegeben und dienen zugleich als Rotatoren, doch wollen wir sie der Einfachheit halber mit jenen Namen belegen. Ganz in der dorsalen Seite des Gliedes liegen zwei Muskeln (*m.ext.d*), die von dem hinteren, oberen Außenrande des ersten Gliedes entspringen, diagonal die obere Fläche durchkreuzen und am hinteren, oberen Innenrande des zweiten Gliedes inseriren, sie drehen das Scherenglied bei der Streckung zugleich nach innen. Beugesysteme haben wir dagegen drei. Eine reine Beugebewegung führt der starke Muskel aus, welcher von der nach innen gelegenen Partie des dorsalen Hinterrandes des ersten Gliedes entspringt, direkt nach vorn und unten zieht und am ventralen Innenrande des zweiten Gliedes inserirt, er beugt das Glied nach unten ($m.fl.I_2.i$). Zwischen den Ursprungsstellen der dorsalen Streckmuskel setzt sich ein weiterer Muskel ($m.fl.I_2.m$) an, um zwischen ihnen hindurch schräg nach vorn, innen und unten zu ziehen und gemeinsam mit dem vorigen zu inseriren. Er führt neben der Beugebewegung eine sehr starke Drehung der Schere nach innen aus. Endlich liegen noch zwei Muskelbündel ganz in der ventralen Hälfte des ersten Gliedes, sie ziehen vom hinteren, unteren Außenrande des ersten Gliedes zu der gleichen Stelle des zweiten Gliedes und rollen neben der Beugung die Schere nach außen ($m.fl.I_2.e$). Die Muskeln innerhalb des zweiten Gliedes dienen zur Bewegung des freibeweglichen Scherengliedes. Zunächst ziehen zwei starke Muskeln vom dorsalen Hinterrande des zweiten Gliedes direkt nach vorn und unten, wo sie am Innenrande des Scherengliedes inseriren, wir bezeichnen sie als obere Beugemuskeln ($m.fl.I_3.sup$), welche die Schere nach innen beugen und schließen. Die gleiche Funktion hat ein zweiter Muskel, der vom hinteren, unteren Innenrande entspringt und gleichfalls am inneren Rande des beweglichen Scherengliedes inserirt ($m.fl.I_3.inf$). Diesen Beugern stehen zwei Streckmuskeln gegenüber, sie entspringen nahe bei einander zwischen den Flexoren, ziehen schräg nach unten und außen und inseriren an der Außenecke des beweglichen Scherengliedes ($m.ext.I_3$). Ihre Kontraktion öffnet die Schere.

Weit einfacher gestaltet ist das Muskelsystem der übrigen Extremitäten. Es ist für sämmtliche Extremitäten völlig identisch und besteht aus je einem Strecker und Beuger in Basalglied und Mittelglied. Im Basalglied sind sie von kurzer, gedrungener Gestalt, im zweiten Gliede, wo sie zur Bewegung der Endklaue dienen, lang gestreckt.

Zu erwähnen wären endlich noch einige Muskeln im Schnabel, die zur Stütze und Bewegung des Ösophagus dienen, wir werden sie bei der Betrachtung des letzteren näher kennen lernen.

Eine Tabelle mag uns endlich nochmals das gesammte Muskelsystem einheitlich vor Augen führen:

I. Muskulatur des Stammes:
- *1. Musculi dorsoventrales* (*m.d.v*);
- *2. Muskeln zur Bewegung des Schnabels:*
  - Extensor rostri (*m.ext.r*),
  - Flexores rostri (*m.fl.r*);
- *3. Muskeln zur Bewegung der ersten Extremität:*
  - Extensores
    - interni (*m.ext.I.i*),
    - externi (*m.ext.I.e*),
  - Flexores (*m.fl.I*);
- *4. Muskeln zur Beweguug der zweiten Extremität:*
  - Extensores
    - anterior (*m.ext.II.a*),
    - posterior (*m.ext.II.p*),
  - Flexor (*m.fl.II*);
- *5. Muskeln zur Bewegung der dritten Extremität:*
  - Extensores
    - anterior (*m.ext.III.a*),
    - posterior (*m.ext.III.p*),
  - Flexor (*m.fl.III*).

II. Extremitätenmuskulatur:
- *1. Muskeln der ersten Extremität:*
  - 1. Glied: Extensores dorsales (*m.ext.d*),
    - Flexor internus ($m.fl.I_2.i$),
    - Flexor medius ($m.fl.I._2m$),
    - Flexores externi ($m.fl.I_2.e$);
  - 2. Glied: Flexores superiores ($m.fl.I_3.sup$),
    - Flexor inferior ($m.fl.I_3.inf$),
    - Extensores ($m.ext.I_3$);

2. Muskeln der zweiten und dritten Extremität:

1. Glied: Extensor ($m.ext.II_2$ und III_2),
Flexor ($m.flII_2$ und III_2),
2. Glied: Extensor ($m.ext.II_3$ und III_3),
Flexor ($m.fl.II_3$ und III_3).

III. Schnabelmuskulatur.

Als nächstes Organsystem haben wir sodann das **Nervensystem** zu betrachten, welches aus einem oberen Schlundganglion, dem in der Schlundkommissur gelegenen ersten Bauchganglion, den zu einer einheitlichen Masse verschmolzenen zweiten und dritten Bauchganglien, sowie der Anlage eines vierten besteht. Diese aus dem Studium der Entwicklung sich ergebende Auffassung wird durch die Anordnung der abgehenden Nerven durchaus bestätigt (vgl. für das Folgende wieder die Figuren 13—15 auf Taf. XIV).

Das obere Schlundganglion liegt als ein abgerundeter Zellenhaufen dicht unter der dorsalen Körperoberfläche im vorderen Theile des Körpers (*osg*). In seinem Inneren liegen die mächtigen Fasermassen der Querkommissur, wie sie beispielsweise Fig. 59 auf Taf. XVI (*osg*) zeigt. Nach oben entsendet es von den beiden Seitenrändern aus die Sehnerven (*aun*) zu den Augenganglien (*aug*), die als eine verdickte Platte direkt mit dem Ektoderm in Berührung stehen (Fig. 21—23). Weiter entspringt von dem oberen Schlundganglion an der Ventralseite ein unpaarer, median gelegener Zapfen, dessen Fasermassen mit denen der Querkommissur in Verbindung zu stehen scheinen, und der in der Dorsalhälfte des Schnabels als feiner Nervenfaden ausläuft. Fig. 59 auf Taf. XVI zeigt den Zapfen (*dsn*) im Querschnitt, Fig. 44 auf Taf. XVI im Längsschnitt. MORGAN beschreibt genau die gleiche Bildung von *Tanystylum*, sie stellt den unpaaren, oberen Nerven des Schnabels dar, dessen Ursprung aus dem oberen Schlundganglion für die erwachsenen Formen durch DOHRN und andere Beobachter längst bekannt ist.

Der größte Theil der Schlundkommissur wird noch bis zu den ältesten von mir beobachteten Stadien vom ersten Bauchganglion eingenommen, so wie es Fig. 59 darstellt. Die Faserstränge der Kommissur ziehen durch dasselbe hindurch vom oberen Schlundganglion bis ganz auf die Ventralseite, es vermittelt also die Überleitung zur Bauchganglienkette. Seine morphologische Bedeutung geht klar daraus hervor, dass ein starker Nerv an seiner Außenseite entspringt (n_1), der direkt in die erste Extremität hineinzieht und dieselbe innervirt, es ist also das Bauchganglion, welches dem Segmente der ersten Extremität angehört. Alle Angaben der bisherigen Untersucher lassen die erste Extremität vom oberen Schlundganglion aus innervirt werden, einen Hinweis auf ein besonderes Ganglion vermochte ich nirgends zu finden, es müsste denn aus der leider etwas unklaren Darstellung DOHRN's für *Achelia laevis* (*Ammothea*) sich ein solches herauslesen lassen.

Die mächtigste Ganglienmasse bildet das verschmolzene zweite und dritte Bauchganglion, die Zweitheilung tritt jetzt äußerlich in der Gestalt kaum noch hervor, prägt sich aber noch klar in den seitlich abgehenden Nerven aus. Wir unterscheiden nämlich jederseits einen vorderen und einen hinteren Nerven, von denen der erstere (n_2) die zweite Extremität, der letztere (n_3) die dritte Extremität versorgt, wir haben also hier die Bauchganglien vor uns, welche den Segmenten der zweiten und dritten Extremität entsprechen. Außer diesen beiden Nervenpaaren giebt jedoch diese Ganglienmasse noch ein drittes Paar ab nach vorn (*rsn*), welches die ventralen Seitentheile des Schnabels versorgt, wir sehen deutlich ihre feinen Fasern in Fig. 13. Diese Verschmelzung des zweiten und dritten Bauchganglions (erstes und zweites Bauchganglion der Autoren) scheint ganz allgemein bei den Larven der Pantopoden sich zu finden, wie namentlich aus den Untersuchungen von DOHRN, HOEK und MORGAN hervorgeht, dessgl. die Abgabe zweier Nervenpaare an die zweite und dritte Extremität. Auch das dritte Nervenpaar zur Innervirung der ventralen Schnabelhälfte findet sich bei den erwachsenen Formen stets in der gleichen Ausbildung vor, dessgleichen vermochte ich von den lokalen Ganglienanschwellungen derselben im Schnabel auf den von mir untersuchten Stadien bereits die ersten Andeutungen (Fig. 19 *sg*) aufzufinden. ADLERZ gelangte in einer mir leider nur in einem kurzen Referate zugänglichen Arbeit auf Grund des dritten, vorderen Nervenpaares zu der Annahme, dass in dieser gemeinsamen Ganglienmasse drei Bauchganglien enthalten seien, von denen das vorderste dann den unteren Antimeren des Schnabels entspräche, der seinerseits aus einer Verschmelzung von Oberlippe und erstem postoralen Beinpaar entstanden sei. Keine einzige der entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen spricht für diese Theorie, und eine Ableitung des Schnabels aus der Verschmelzung paariger Anlagen ist entwicklungsgeschichtlich gleichfalls durchaus zu verwerfen, so dass wir also in diesem vorderen Nervenpaar nur accessorische Gebilde zu erblicken haben.

Nach hinten schließt sich an das dritte Bauchganglion endlich unter Vermittelung einer noch mit dem Ektoderm in Verbindung stehenden Längskommissur das vierte Bauchganglion an (*bg_4*), welches wir oben bereits näher kennen gelernt haben, und welches einen kleinen Nervenfortsatz zur Anlage der vierten Extremität entsendet.

Eng mit dem Nervensystem verbunden sind die Sinnesorgane, von denen wir hier nur das **Auge** zu berücksichtigen haben. Äußerlich stellt sich dasselbe als ein in der Medianebene, unmittelbar über dem Gehirn gelegener, x-förmiger Pigmentfleck dar (Taf. XIV, Fig. 14 *au*), der durch die Berührung zweier von einander abgekehrter Pigmentbecher zu Stande kommt (Fig. 21—23). Den centralen Theil des Bechers nehmen zwei große, helle Kerne ein, die in einer hyalinen Masse eingebettet erscheinen (Fig. 21 *rz*), und umschlossen sind von einer Zellenschicht, welche in ihren nach außen gerichteten Partien äußerst stark abgeflacht ist und zuweilen zu einer einfachen Membran reducirt erscheint (Fig. 21 *hz*), in ihren inneren Theilen aber mächtig verdickt und von einem dunkelbraunen Pigment erfüllt ist, zwischen dessen Körnchen noch einzelne Kerne wahrzunehmen sind (Fig. 21, 22 *pz*). Nach außen grenzen unmittelbar an die Pigmentbecher zwei stark verdickte Zellenplatten an, die ich namentlich wegen der Lage des Sehnerven für die Augenganglien halten muss (Fig. 21—23 *aug*), sie vermitteln die Verbindung zwischen Auge und Sehnerven. Der innere Theil besteht stets nur aus zwei Kernen, wie es der Querschnitt der Augenkapsel besonders deutlich zeigt (Fig. 20 *rz*), zugleich erkennen wir an demselben Schnitte, dass die Pigmenthülle an der vorderen und hinteren Seite weiter über die ganze Kapsel nach außen sich erstreckt, als es oben und unten der Fall ist, ein Verhalten, welches den Lichtstrahlen möglich macht, direkt von oben auf die inneren, lichtempfindlichen Zellen einzufallen. Über das Ganze zieht als feines Häutchen die Hypodermis (*az*) des Körpers hinweg.

Einen ganz ähnlichen Bau des Auges hat Morgan für die jüngsten Larvenstadien von *Tanystylum* beschrieben, die Differenzen sind nur geringfügige, in so fern die Augenkapsel dort nicht so scharf abgegrenzt sich darstellt wie hier bei *Ammothea*, und außerdem die hier geschlossene Augenkapsel dort in zwei von einander getrennte Zellenlagen, eine äußere hypodermale und eine innere pigmentirte Schicht zerlegt wird. Es hängt dies mit der Morgan'schen Auffassung des Pantopodenauges als eines invertirten Auges zusammen, meine eigenen Untersuchungen hierüber sind zu lückenhaft, als dass ich auf eine Diskussion dieser Verhältnisse hier eingehen könnte, auch wären dazu durchaus die späteren Stadien der älteren Larven erforderlich, die mir augenblicklich vollständig fehlen.

Einen sehr umfangreichen Raum im Inneren des Larvenkörpers nimmt der **Darmkanal** ein. Seine hauptsächlichsten Bestandtheile lernten wir bereits kennen, er besteht aus drei Abschnitten, aus Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der Vorderdarm bildet ein in der Aufsicht walzenförmig, im Querschnitt jedoch dreieckig gestaltetes Rohr (Fig. 19 *oes*), welches mit dem in einer trichterförmigen Vertiefung des Schnabels gelegenen Munde beginnt und sich in den mit einer dicken Cuticula ausgekleideten Ösophagus fortsetzt. Derselbe hat ebenfalls einen dreizipfligen Querschnitt, der eine Zipfel ist in der Medianebene nach unten gerichtet, die beiden anderen liegen seitlich (Fig. 19). Die sehr komplicirten Vorrichtungen im Inneren des Ösophagus, wie sie uns Dohrn ausführlich beschrieben hat, scheinen auf diesen Stadien noch nicht vorhanden zu sein, doch habe ich diesen Verhältnissen nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt.

Außer dem Ösophagus finden sich im Schnabel mehrere Zellenhaufen, über deren Natur ich auf den von mir untersuchten Stadien nicht ganz ins Klare kommen konnte (Fig. 13). Vielleicht entsprechen sie zum Theil den wiederholt beschriebenen Schnabelganglien (Fig. 19 *sg*), einige mögen besondere Drüsenzellen darstellen, wofür mir namentlich zu sprechen scheint, dass sie sich bis vorn an den Mundtrichter hin erstreken, wo sie eventuell ausmünden könnten. Außerdem finden sich im Schnabel noch zahlreiche Muskeln, die vom Ösophagus zur Körperwand ziehen. Ihre typische Anordnung zeigen die Figuren 13 und 15. Vorn finden sich in der Regel zwei Paar stärkere, weiter nach hinten 4—5 Paare schwächerer Muskelfasern, die theils auf der Dorsal-, theils auf der Ventralseite gelegen sind. In der Spitze des Schnabels liegen endlich noch einige Längsmuskeln von sehr zarter Gestalt.

Der Mitteldarm bildet den Hauptbestandtheil des Darmkanals; von einem mittleren, in der Längsachse des Körpers verlängerten und dorso-ventral abgeplatteten Theile gehen drei seitliche Aussackungen jederseits aus, von denen die vorderste (Fig. 13—15 mda_1) direkt nach vorn und oben gerichtet ist, die zweite und dritte dagegen ($mda_{2 \text{ u. } 3}$) eine seitliche und mehr ventrale Richtung einschlagen. Diese Richtungen entsprechen genau der Lage der drei Extremitätenpaare. Die vorderste Aussackung, welche zugleich die umfangreichste ist, wächst auf die erste Extremität zu, die mittlere, kleinere ist auf die zweite hin gerichtet, und die hintere, welche eben erst als schwache Ausstülpung zu erkennen ist, gehört dem Segmente der dritten Extremität an. Im Inneren hat sich gegenüber den jüngeren Embryonalstadien ein mächtiges Lumen ausgebildet, welches sich auch in die Aussackungen fortsetzt (Fig. 66 und 67 auf Taf. XVII *mda*$_{1\,u.\,2}$). Die Zellen der gegen früher beträchtlich abgeplatteten Darmwandung sind in einer regelmäßigen Epithellage angeordnet und enthalten noch zahlreiche Dotterkörner.

Der Enddarm stellt bis zu den ältesten, von mir beobachteten Stadien einen einfachen, soliden Zapfen dar, der von der Körperwand zum Mitteldarm hinüberzieht (Fig. 13—15 *ed*).

Betreffs des **Herzens** habe ich meinen früheren Ausführungen bezüglich seiner Anlage nichts hinzuzufügen, auch **Exkretionsorgane** spielen nur eine sehr untergeordnete Rolle. Wir vermutheten die Thätigkeit eines solchen von der dorsalen Zellenplatte, welche wahrscheinlich später das Herz liefert, doch finden sich im Körper auch besondere, große, vacuolenreiche Zellen, die sehr wohl rein exkretorische Funktion besitzen können. Konstant und sehr scharf ausgeprägt erscheinen sie in den vorderen Ecken des Körpers, unmittelbar hinter der Ansatzstelle der ersten Extremität (Fig. 14 *ex*). Sie liegen nicht im Ektoderm, sondern frei in der Leibeshöhle, wie der Querschnitt von Fig. 66 (*ex*) zeigt, und sind stets von großen Vacuolen erfüllt. Ähnliche Zellen finden sich, wenn auch nicht konstant, an den verschiedensten anderen Körperstellen, etwas abweichend dagegen verhält sich ein paariges Zellenhäufchen am hinteren Körperende (Fig. 13—15 *x*), dessen drei bis vier Kerne im Ektoderm liegen, sich sehr intensiv färben und von kleinen Vacuolen umgeben sind. Vielleicht darf man bei ihnen an die Anlage von Hautdrüsen denken, wie sie beispielsweise DOHRN für die erwachsenen Thiere beschreibt.

Was endlich die **Genitalanlage** anlangt, so konnte bis zu den ältesten von mir untersuchten Stadien keine Spur derselben nachgewiesen werden, mag sich nun ihre Differenzirung überhaupt noch nicht vollzogen haben, oder mag sie in einer Form im Larvenkörper bereits vorhanden sein, deren schärfere Präcisirung erst durch die Kenntnis der älteren Stadien zu ermöglichen ist. MORGAN beobachtete das erste Auftreten der Genitalorgane in der dorsalen Mittellinie über dem Darme auf einem bereits vorgerückteren Stadium der Metamorphose von *Tanystylum*, nähere Einzelheiten giebt er jedoch nicht an.

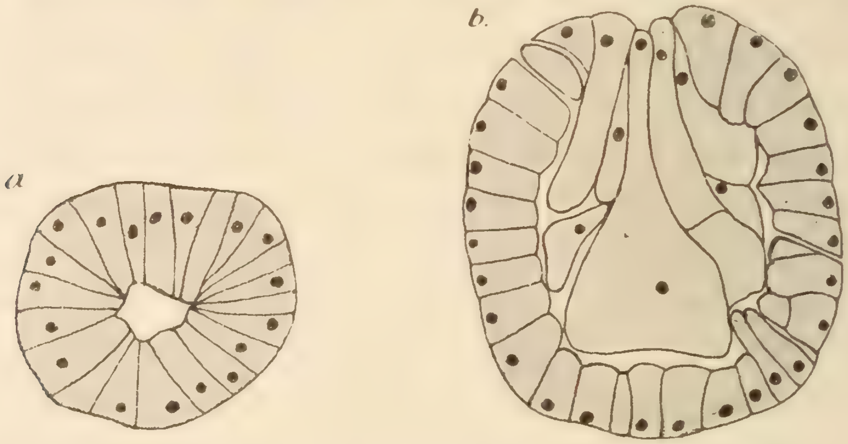
4. Allgemeines über Entwicklung und Stellung der Pantopodenlarve.

Die Entwicklung von *Ammothea echinata* führt durch eine fortlaufende Entfaltung von Organen zu der Ausbildung einer Larvenform, der Protonymphon-Larve. Aus einer, ihrem äußeren Ansehen nach völlig gleichartig gebauten Zelle entsteht durch wiederholte Theilung ein größerer Zellenhaufen, an dem erst verhältnismäßig spät eine polare Differenzirung auftritt, die ihrerseits zur Bildung zweier in einander geschachtelter Zellenschichten führt. Dieser Zustand bleibt längere Zeit bestehen, wobei sich zwar mancherlei Umformungen im äußeren wie inneren Blatte vollziehen, es aber nicht zu wirklichen Differenzirungen kommt. Sobald die letzteren jedoch einmal wirklich begonnen haben, folgen sie sehr schnell auf einander, so in der äußeren Zellenschicht Stomodäumanlage, Centralnervensystem, Augen, Proktodäum, Drüsen, in der inneren Mitteldarmanlage, Muskelbindegewebsanlage und Herz. Während die erstere Gruppe von Organen einer zusammengesetzten Primitivanlage nur in so fern angehören, als die ursprünglichen Zellen der Blastula eben eine solche, sämmtliche Organe in sich enthaltende Anlage darstellen, bildet die innere Zellenmasse, die sich erst sekundär durch eine Einstülpung von jener primären ableitet, eine recht typische zusammengesetzte Primitivanlage, die bis zu einem späten Stadium drei verschiedene Anlagen in sich enthält. Fast gleichzeitig tritt die Differenzirung ein, indem die centralen Partien zur Mitteldarmanlage werden, die seitlichen Muskel- und Bindegewebe aus sich hervorgehen lassen, und die dorsalen zum Herzen sich umgestalten. Nun könnte man hier vielleicht einwenden, dass wir in diesen Anlagen in ihrer Gesammtheit ein typisches Entomesoderm vor uns haben, aber gewonnen hätten wir mit dieser Bezeichnung gar nichts, indem wir dadurch weder über den Werth noch über die Herkunft und Geschichte dieses Zellkomplexes irgend etwas erfahren. Diese drei Organsysteme müssen zu irgend einer Zeit getrennt von einander entstanden sein, indem sie sich aus bereits differenzirtem oder noch undifferenzirtem Gewebe einer erwachsenen Urform herausbildeten, um erst sekundär auf junge Entwicklungsstadien in ihren Anlagen zurück verlegt zu werden, nachdem sie eben für den ausgebildeten Organismus eine gewisse Bedeutung erlangt hatten und für ihn unentbehrlich geworden waren. Diese Verlagerung der Anlagen in immer jüngere Abschnitte der Embryonalentwicklung lässt sich in einzelnen Fällen sogar äußerlich bis zum ungefurchten Ei zurück verfolgen, in den meisten Fällen jedoch ist die morphologische

Sonderung erst viel später nachzuweisen, und so ist es auch hier. Vollzogen haben sich diese Verschiebungen wohl zu sehr verschiedenen Zeiten der phylogenetischen Entwicklungsreihe der Pantopoden, die letzteren selbst, für sich allein betrachtet, vermögen uns darüber nur wenig Auskunft zu geben, und desshalb müssen wir nach Homologien jener Zellkomplexe bei anderen Thiergruppen suchen, zunächst bei ihren muthmaßlichen Urahnen, den Anneliden, und dann bei den möglicherweise mit ihnen verwandten Arthropodenklassen der Krebse und Spinnen. Die centralen Partien entsprechen dann wohl ziemlich genau der Mitteldarmanlage der Anneliden, ein »homologes Entoderm« ließe sich also wohl aufrecht erhalten, in so fern dieser Ausdruck nichts weiter angiebt, als die Homologie des mittleren Verdauungstractus, in morphologischer und physiologischer Hinsicht. Diese Anlage würde also direkt von jenen Vorfahren übernommen sein, sich bereits im Lebenscyklus jener Formen zu voller Ausbildung und Funktion entwickelt haben, sie von hier aus noch weiter zurückzuverfolgen, liegt außerhalb des Rahmens unserer begrenzten Betrachtung.

Der Rest der inneren Zellenmasse würde also nun dem »Mesoderm« entsprechen, aber wie steht es mit der Homologie? Wir wissen längst, nicht nur aus KLEINENBERG's berühmter Abhandlung, sondern auch aus neueren Arbeiten, beispielsweise denen E. MEYER's, welch komplicirtes und zusammengesetztes Gebilde das »Mesoderm« der Anneliden darstellt, welche Theile desselben sind von den Pantopoden übernommen worden, sicherlich nicht alle, wie wir später noch sehen werden, und wenn nicht alle, welche Theile sind es im Einzelnen? Die Beantwortung dieser Fragen allein vermag uns genauer den Werth und die Bedeutung jener Zellkomplexe für die Entwicklung anzugeben, nicht ihre Zusammenfassung als »Mesoderm«. Zudem bilden sie weder morphologisch noch physiologisch eine Einheit. Muskelbindegewebsanlage und Herzanlage sind nur so eng mit einander verbunden, wie es jede von beiden Anlagen mit der Mitteldarmanlage ist, beide sondern sich gänzlich unabhängig von einander unter ganz speciellen und specifischen Umbildungserscheinungen, auf keinen Fall gehen sie etwa durch ein ihnen beiden gemeinsames Zwischenstadium hindurch. Wollten wir hier den Begriff eines mittleren Keimblattes beibehalten, so würde dessen Definition sowohl morphologisch wie physiologisch nichts Anderes enthalten als den summirten Werth zweier gänzlich verschiedener Organsysteme.

Zum weiteren Eindringen in die phyletische Bedeutung dieser jüngeren Entwicklungsvorgänge ist es nöthig, verwandte oder wenigstens möglicherweise verwandte Thiergruppen zum Vergleiche heranzuziehen, wobei wir mit den Crustaceen, speciell den primitiveren Entomostraken, beginnen wollen. Die Furchung weist hier ganz den gleichen, in einer Reihe senkrecht auf einander stehender Theilungen bestehenden Grundtypus auf, so bei fast allen bisher untersuchten Daphniden und Copepoden. Am meisten erinnert an die Pantopoden die Furchung von *Branchipus Grubii*, wie sie Brauer beschreibt, und diejenige von *Chondracanthus*, einem parasitischen Copepoden, nach der Darstellung von Schimkewitsch (vgl. Textfig. 10 *a*), in beiden Fällen ist die Furchung eine fast oder gänzlich totale und äquale, wird eine sehr klar ausgeprägte, dotterfreie Furchungshöhle angelegt. Eben so zeigt die weitere Differenzirung des Keimes große Übereinstimmung, die allerdings bei *Branchipus* noch nicht völlig aufgeklärt erscheint, bei *Chondracanthus* dagegen ganz auffällig an *Ammothea* erinnert (vgl. Textfig. 10 *b*). Eine Einsenkung der Blastula liefert auch hier ein inneres Blatt, welches das Entoderm und Mesoderm darstellt, ganz wie bei *Ammothea* finden wir langgestreckte Zellen, die tief ins Innere hineinragen und deren Kerne uns gleichfalls im Wesentlichen die Gestalt einer Gastrula vor Augen führen. Schimkewitsch nimmt eine sehr frühzeitige, von Anfang an bestehende Sonderung in Entoderm- und Mesodermzellen an, ob dieselbe wirklich besteht, erscheint mir etwas zweifelhaft, namentlich erregen die »durch gegenseitigen Druck erzeugten Abweichungen« von diesem normalen Entwicklungsgang einiges Bedenken. Weniger klar sind die Beziehungen zu den übrigen Copepoden und Daphniden. Bei *Cetochilus* sowohl wie auch bei *Moïna* ist die Sonderung der einzelnen Anlagen nach Grobben weit schärfer ausgeprägt, bei ersterer Form von Mitteldarmanlage und »Urzellen des Mesoderms«, bei letzterer



Textfig. 10 *a* und *b*.

a, Blastulastadium von *Chondracanthus merlucci*. *b*, Gastrulastadium von *Chondracanthus gibbosus*. (Nach Schimkewitsch.)

von Mitteldarmanlage, Genitalzellen und Mesodermzellen. Aber weder für die Copepoden (URBANOWICS) noch vor Allem für die Daphniden scheinen diese Entwicklungsvorgänge bereits gänzlich aufgeklärt zu sein, so widerspricht SAMASSA in vielen Punkten den Angaben GROBBEN's, namentlich in der Annahme einer einheitlichen Entomesodermanlage, in welcher er mit LEBEDINSKY für *Daphnia* und mit SAMTER für *Leptodora hyalina* übereinstimmt. Auch die frühzeitige Differenzirung der Genitalzellen wird von verschiedenen Seiten bestritten. Sei dem, wie ihm wolle, auf jeden Fall scheint die »Entomesodermanlage« dieser niederen Krebse durchaus den entsprechenden Bildungen am Keime von *Ammothea* gleichwerthig zu sein, wie wir gesehen haben, zum Theil sogar bis in Einzelheiten des Bildungsmodus hinein, und wenn SAMASSA hervorhebt, dass die komplicirteren Bildungsvorgänge bei den Daphniden auf eine einfache Invagination zurückgeführt werden müssten, so haben wir bei den Pantopoden diesen Vorgang noch weit unverfälschter erhalten.

Einer besonderen Erwähnung bedarf noch die Lage der Einstülpungsöffnung der inneren Zellenmasse. Wir sahen uns genöthigt, für dieselbe eine dorsale Lagerung anzunehmen, eine Annahme, die im Wesentlichen ihre Begründung in den Beziehungen zur Ventralrinne fand. Es ist dies eine überraschende Thatsache, da wir gewohnt sind, die entsprechenden Bildungsvorgänge an der ventralen oder vegetativen Hälfte des Keimes zu suchen. Sehen wir uns in dieser Hinsicht bei den niederen Entomostraken um, so finden wir hier fast nur unsichere Angaben. Bei *Moïna* war es GROBBEN nicht möglich, auf den jüngeren Stadien bereits Vorn und Hinten zu unterscheiden, während er freilich eine ventrale Lagerung dieser Stelle ohne Weiteres annahm, wie sie aber erst SAMTER für *Leptodora* sicher nachgewiesen hat. Dagegen lässt die Darstellung SAMASSA's, wie schon GROBBEN hervorhebt, die Deutung einer dorsalen Lagerung thatsächlich zu, in so fern die GROBBEN'sche (Genital-) Zelle nach ihm an der Dorsalseite liegt, wogegen er freilich die Stelle der Entomesodermbildung wieder ventral gelegen sein lässt. Auch für *Cetochilus* ist eine absolut sichere Orientirung bis jetzt nicht zu ermöglichen gewesen, die Basis eines Vergleiches also im Ganzen genommen eine recht unsichere. Sollten sich aber thatsächlich Differenzen in dieser Hinsicht zwischen Pantopoden und niederen Krebsen herausstellen, so scheinen mir diese immerhin nicht bedeutend genug, um die außerordentlich engen Beziehungen beider Gruppen zu beeinträchtigen. Denn schließlich hat die ursprüngliche Einstülpungsstelle mit der späteren Dorsalseite gar nichts zu thun, da sie sich allmählich nach vorn verschiebt und schließlich auf der Ventralseite anlangt, während die spätere Dorsalfläche sich erst nachträglich von hinten her über den Keim gleichfalls nach vorn schiebt.

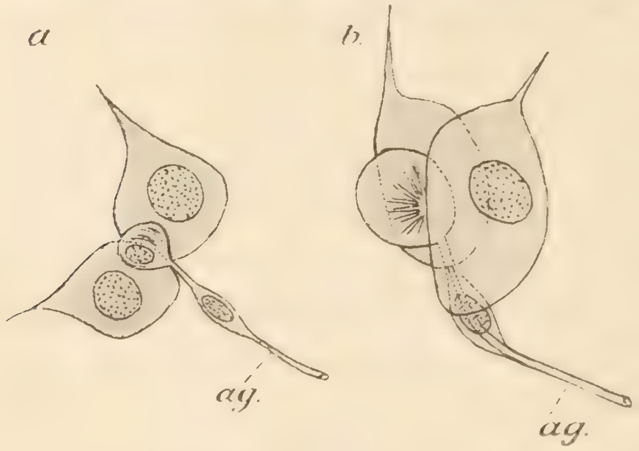
Die Sonderung der einzelnen Anlagen des »Entomesoderms« erfolgt im Wesentlichen bei Entomostraken durch die Spaltung eines mittleren Abschnittes, des späteren Darmes, von zwei seitlichen Partien, dem Mesoderm, genauere Angaben über die Differenzirung der letzteren macht CLAUS von *Branchipus*. Hier sondert sich das mesodermale Zellenmaterial in drei Gruppen, in die dorsale Anlage der Herzkammer und der dorsalen Längsmuskulatur, in die laterale Anlage der Gliedmaßenmuskulatur und in die ventrale der ventralen Längsmuskeln. Bis auf die letztere Anlage findet sich die gleiche Scheidung bei *Ammothea* vor, natürlich mit bestimmten Modifikationen, wie sie die verschiedenartige Organisation beider Formen nothwendig zur Folge haben muss. Eine sehr heterogene Zusammensetzung des mittleren Keimblattes nimmt PEDASCHENKO für *Lernaea branchialis* an, hervorheben will ich hier nur, dass auch er eine besondere Anlage des Muskel- und Bindegewebes scharf unterscheidet.

Gegenüber den zahlreichen Beziehungen, wie wir sie bis jetzt bereits zwischen den primitiven Formen des Krebsstammes und den Pantopoden aufgefunden haben, erscheint die Kluft um so bedeutender, welcher eben diese letztere Thiergruppe von dem zweiten, hier allein noch in Betracht kommenden Stamme des Arthropodenphylums trennt, von dem Stamme, der über *Limulus* und die Skorpione zu den Spinnen hinüberführt. Indem ich eine zusammenhängende Besprechung der von MORGAN zu Gunsten dieser Verwandtschaft aufgeführten Thatsachen auf später verschiebe, muss ich gestehen, dass mir in der ganzen früheren Entwicklung dieser Formen nur eine einzige Thatsache zu einem Vergleiche verwerthbar erschien. Sie betrifft BALFOUR's Angabe, dass ein Theil des Mesoderms der Araneïnen aus dorsalen Dotterzellen abzuleiten sei. Eine solche Anlage könnte möglicherweise mit der Bildung der dorsalen Zellenplatte in Zusammenhang gebracht werden, neuere Untersuchungen haben jedoch Zweifel an der Richtigkeit dieser Angaben erweckt oder zum mindesten ihre erneute Bekräftigung wünschenswerth gemacht (MORIN, SCHIMKEWITSCH 1898). Es bleiben höchstens zum Vergleiche noch die Blutzellen übrig, welche allerdings nach den Angaben mehrerer Forscher von den Dotterzellen abstammen sollen. Einen Theil des Mesoderms leitet auch KISHINOUYE bei *Limulus* von Dotterzellen, namentlich der Dorsalseite, ab, doch bestreitet KINGSLEY wieder dies durchaus.

Die bisher besprochenen inneren Vorgänge führen zur Ausbildung der typischen Pantopodenlarve, der *Protonymphonlarve*, wie wir sie mit Hoek bezeichnen wollen. Der Körper dieser Larve weist in seiner typischen Zusammensetzung fünf Segmente nebst der Anlage eines sechsten auf. Das vorderste Segment ist das Kopfsegment, es folgen dann drei Rumpfsegmente und endlich ein Analsegment. Zwischen letzterem und den drei Rumpfsegmenten liegt die Anlage eines vierten Rumpfsegmentes. Das Kopfsegment trägt Augen und Schnabel, sein Ganglion bildet das obere Schlundganglion, die drei Rumpfsegmente besitzen je ein Extremitätenpaar und ein entsprechendes Bauchganglion, welches jederseits einen Nerv zu den betreffenden Extremitäten abgiebt, das Analsegment besitzt weder Extremitäten noch ein besonderes Ganglion, auf ihm mündet der After aus. Äußerlich sind die Segmente nicht von einander geschieden, sie ergeben sich erst aus ihrem inneren Bau und ihren Anhängen. Letztere sind sämmtlich völlig gleichwerthig gebaut, in so fern sie aus drei Gliedern bestehen, von denen das proximale einen Dorn trägt, der seinerseits den Ausführgang einer Drüse aufnimmt. Diese äußere Körperform der Larve gleicht nun bis ins Einzelne hinein der Larvenform der Entomostraken, d. h. der Naupliuslarve. Auch dort haben wir ein vorderes Kopfsegment, ein hinteres Analsegment und dazwischen gelegen drei Rumpfsegmente, wofern wir das Segment der ersten Antenne als echtes postorales Rumpfsegment annehmen, worauf ich unten noch zurückkomme. Die Vertheilung der Extremitäten an diesen Segmenten ist ganz die gleiche wie bei der Protonymphonlarve, ihre Morphologie weist dagegen mancherlei beträchtliche Verschiedenheiten auf, vor Allem in dem zweiästigen Bau der beiden hinteren Extremitäten. Die Dornenbildung der Pantopodenextremität darf nicht als Hinweis auf einen zweiästigen Bau angesehen werden, sondern stellt eine morphologische Sonderbildung dar. Das Hervorsprossen neuer Segmente erfolgt dagegen wieder bei beiden Larvenformen ganz an der gleichen Stelle, nämlich zwischen Analsegment und letztem Rumpfsegment. Die wichtigsten Beziehungen beider Larvenformen ergiebt jedoch zweifelsohne ein Vergleich der inneren Organisation.

Sehr überraschend war es für mich, in der Litteratur über die Phyllopoden unzweifelhafte Homologa der Extremitätendrüsen aufzufinden, und zwar bei *Branchipus*. Schon Spangenberg beschrieb diese Gebilde, die theils auf der Ventralseite, theils in den Stammlappen der Beine gelegen sind, Claus gab in neuerer Zeit eine genaue Beschreibung derselben (vgl. Textfig. 11 *a*, *b*). Jede dieser

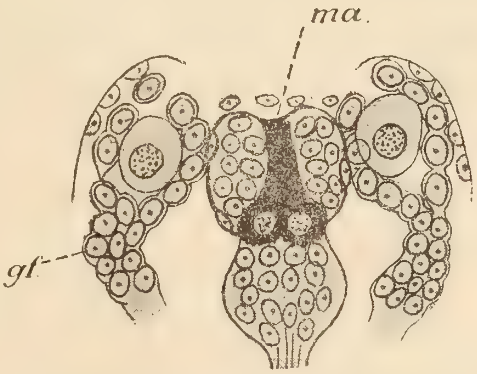
Drüsen besteht aus einer centralen Drüsenzelle mit stäbchenförmigen Konkrementen, die in einer hellen Vacuole gelegen sind, zwei weit umfangreicheren, seitlichen Drüsenzellen und endlich einem aus einer Zelle bestehenden Ausführgang. Vergleichen wir mit dieser Beschreibung und mit den beigegebenen Abbildungen die oben geschilderte Drüse der ersten Extremität, so ergiebt sich ohne Weiteres die größte Übereinstimmung, auch dort haben wir ja zwei große, seitliche Drüsenzellen, dann einen als Sammelreservoir dienenden mittleren Bestandtheil, der freilich aus zwei Zellen sich hier zusammensetzt, und endlich den einzelligen Ausführgang. Nach Claus münden sie bei *Branchipus* direkt auf der Cuticula aus, während Spangenberg ihren Ausführgang in besondere Hautborsten eintreten lässt, wodurch die Ähnlichkeit beider Gebilde noch erhöht würde. Die Drüsen der zweiten und dritten Extremität lassen freilich diesen Bau nicht mehr erkennen, doch sind sie vielleicht als Rudimente von Drüsen aufzufassen, wie sie nach Claus auch bei *Branchipus* vorzukommen scheinen.



Textfig. 11*a* und *b*.
a, Bauchdrüse einer *Branchipus*-Larve, von der Fläche gesehen. *b*, Beindrüse im Stammglied eines *Branchipus*-Beines, seitliche Ansicht. *ag*, Ausführgang. (Nach Claus.)

Besonderes Interesse verdient sodann ein Vergleich des Nervensystems beider Larvenformen. Die Übereinstimmung ist auch hier eine vollkommene, wenn man das Ganglion der ersten Antenne bei den Krebsen als ursprünglich postoral gelegen auffasst. Während Claus dasselbe durchaus als einen präoralen Gehirnabschnitt aufgefasst wissen will, hat sich die Mehrzahl der jüngeren Forscher wohl der von Ray Lankester am energischsten vertretenen Ansicht angeschlossen, wonach das Ganglion der ersten Antenne ein ursprüngliches Rumpfsegment darstellt, welches sich erst sekundär als Deutocerebrum dem allein präoralen Protocerebrum anschloss, ganz entsprechend also dem bei der Pantopodenlarve sich abspielenden Vorgange. Wir würden also dann das obere Schlundganglion der Pantopoden dem Protocerebrum der Krebse gleich zu setzen haben, das erste Bauchganglion dem Deutocerebrum, das zweite Bauchganglion dem Tritocerebrum u. s. f. Nur die Vertheilung der Ganglien im Einzelnen würde eine etwas andere sein, indem bei den Pantopoden stets nur ein Bauchganglion in das Gehirn einbezogen wird, zweites und drittes dagegen konstant zu einem einheitlichen unteren Schlundganglion verschmelzen, Verhältnisse, wie wir sie in weit stärkerer Ausbildung bei dem Arachnoidenstamme ausgeprägt finden. Das viscerale Nervensystem, bei den Pantopoden durch Schnabelnerven und Schnabelganglion dargestellt, weist in beiden Gruppen die gleichen Beziehungen zum centralen Nervensystem auf. Bei den Krebsen liefert das Deutocerebrum einen unpaaren und das Tritocerebrum einen paarigen Nerven zum visceralen Systeme (Viallanes), ganz das Gleiche findet bei den Pantopoden statt, nur dass hier der unpaare, dem ersten Bauchganglion angehörige Nerv bereits gänzlich auf die Ventralseite des oberen Schlundganglions verlegt worden ist, der paarige Nerv dagegen mit dem zweiten Bauchganglion noch direkt zur Bauchganglienkette gehört.

Sehr eigenthümlich sind ferner die Beziehungen in der Struktur des oberen Schlundganglions. Wir sahen bei der Pantopodenlarve seitliche Stränge vom Gehirn nach oben abgehen, die sich der Außenseite der Augenbecher anlagerten und die wir als Augennerven und Augenganglien deuteten. Ihre Homologa bei den Krebsen scheinen mir ganz ohne Zweifel die Frontalorgane und deren Ganglienstränge zu sein, wie dies deutlich aus der beigegebenen Figur von *Branchipus* hervorgeht (vgl. Textfig. 12). Auch hier gehen seitlich zwei Stränge vom Gehirn ab und lagern sich mit verbreiterter Basis den Augenbechern außen an, so dass ganz das gleiche Bild wie bei der Protonymphonlarve zu Stande kommt. Bei letzterer fehlen dagegen die paarigen und unpaaren Nerven des Medianauges, und dies bestimmte mich dazu, eine Übertragung der Funktion derselben auf diese seitlichen Ganglienstränge anzunehmen. Von den paarigen Seitenaugen der Krebse und deren Ganglien findet sich dagegen hier bei den Pantopoden nicht die geringste Andeutung, wie ich vor Allem gegen Morgan hervorhebe, der in den eben besprochenen Strängen Reste derselben zu erkennen glaubte.



Textfig. 12.
Querschnitt durch Frontalorgan und Stirnauge einer *Branchipus*-Larve. *gf*, Gehirnfortsatz zum Frontalorgan; *ma*, Medianauge. (Nach Claus.)

Wir werden hierdurch zu einer näheren Besprechung des Medianauges selbst übergeleitet. Vergleichen wir zunächst die paarigen

Pigmentbecher des dreitheiligen Naupliusauges mit den beiden Augenbechern der Protonymphonlarve, so ergiebt sich ohne Weiteres eine sehr bedeutende Übereinstimmung ihres morphologischen Aufbaues, wobei wir von den feinsten Details des lichtaufnehmenden Apparates absehen. Hier wie dort (vgl. Textfig. 12 und meine Fig. 21 u. 22 auf Taf. XIV) findet sich am Grunde des Augenbechers eine nur wenige Kerne enthaltende Pigmentschale, in sie eingelagert sind beim Nauplius zahlreiche Retinazellen, bei der Protonymphonlarve zwei, umschlossen wird das Ganze nach außen hin von einer einfachen Zellenlage, die nach Claus aus Bindegewebselementen sich zusammensetzt, die mir aber eher mit der Bildungsgeschichte des Auges in Zusammenhang zu stehen scheint und sich wohl als ektodermales Gebilde herausstellen dürfte. Nun ist aber das Naupliusauge dreitheilig, es scheint also zunächst hier ein wichtiger Unterschied gegenüber den Pantopoden vorhanden zu sein, jedoch nur scheinbar. Pedaschenko nimmt für *Lernaea* an, dass der unpaare, ventrale Theil des Medianauges, der sich gegenüber den seitlichen Theilen als eine komplicirtere Bildung darstellt, aus der Verschmelzung zweier selbständiger Augenbecher hervorgegangen sei, und damit ist wieder die vollständige Übereinstimmung beider Larvenformen gewonnen, denn auch bei der Protonymphonlarve tritt später noch ein zweites, genau gleich gebautes Augenpaar neben dem ersten auf. Das Medianauge beider Larvenformen würde also sowohl in seiner Zusammensetzung wie auch seinem inneren Bau nach eine vollständig gleiche Ausbildung aufweisen.

Nur wenige Organe der Protonymphonlarve bleiben uns noch zum Vergleiche übrig. In der Ausbildung der Muskulatur zeigt sich mancherlei Übereinstimmung, so namentlich in der Lagerung und Vertheilung der Extremitätenmuskulatur, bedeutender sind jedoch die Differenzen, wie sie sich namentlich in der starken Entwicklung besonderer Längsmuskeln bei den Krebsen darbieten. Sie sind als specielle Umbildungserscheinungen von nur untergeordneter Bedeutung aufzufassen, wie sie die total verschiedene Lebensweise beider Larvenformen nothwendig zur Folge haben musste, haben wir doch in den Nauplien gewandte Schwimmer, in der Protonymphonlarve ein träges, nur unbeholfen umherkriechendes Geschöpf vor uns.

Als letztes Organsystem müssen wir endlich noch auf den Darmkanal eingehen, der sich bei den erwachsenen Pantopoden durch seine Divertikelbildung so sehr von dem Darme der Krebse unterscheidet. Auch hier glaube ich auf den jungen Larvenstadien eine Berührung beider Formenkreise nachweisen zu können. Ausstülpungen des Darmes finden wir nämlich von ganz der gleichen Form auch bei den Krebsen, und zwar im vorderen Darmabschnitt. Die sogenannten Leberhörnchen der Daphniden gleichen vollständig den vordersten Darmdivertikeln der Pantopodenlarve, und noch größer wird die Übereinstimmung, wenn man beispielsweise die Leberausstülpungen einer jungen *Apus*-Larve, wie sie uns Claus in einer seiner älteren Untersuchungen darstellt, mit den entsprechenden Bildungen der *Ammothea*-Larve vergleicht. Wir müssen hier eine allen diesen Formen gemeinsame Tendenz zur Divertikelbildung des Darmes annehmen, die vielleicht auf die gleichwerthigen Bildungen des Annelidendarmes zurückzuführen ist, worauf übrigens schon Dohrn vor Jahren aufmerksam gemacht hat. Bei den Krebsen wurde diese Tendenz stark zurückgedrängt, bei Pantopoden und bei Arachnoiden entfaltete sie sich in vollstem Maße.

Wir haben hiermit so ziemlich sämmtliche Organe der Protonymphonlarve mit den entsprechenden Theilen der Naupliuslarve verglichen und überall theils größte Übereinstimmung, theils mehr oder minder nahe Berührungspunkte gefunden. Die Differenzen beider Larvenformen bestehen im Wesentlichen in der Umbildung früher gemeinsamer Organsysteme oder in der durch die verschiedene Lebensweise bedingten Neuerwerbung besonderer Organe. Wir werden dieselben am Schlusse in ihrem gegenseitigen Verhältnisse einander gegenüberstellen.

Unser Vergleich wendet sich nun von den Krebsen den Spinnen zu. Ich will hierbei den bisher eingeschlagenen Weg verlassen und mich direkt an die Darstellung Morgan's halten, der in neuerer Zeit am energischsten für einen gemeinsamen Ursprung von Arachnoiden und Pantopoden eingetreten ist, in so fern ihre gemeinsamen Vorfahren noch lange nach der Loslösung von den Anneliden identisch waren. Eine Reihe von Gründen führt Morgan zu Gunsten dieser Verwandtschaft an, die wir im Folgenden kritisch erörtern wollen. Einmal vergleicht Morgan die multipolare Delamination des Entoderms, wie er sie durch seine Untersuchungen bei den Pantopoden nachgewiesen zu haben glaubt, mit der Abspaltung der Dotterzellen bei den Spinnen; ich glaube, die Unhaltbarkeit dieses Vergleiches bereits durch meine früheren Ausführungen zur Genüge dargethan zu haben, in so fern aus denselben hervorgeht, dass die inneren Organsysteme der typischen Pantopodenlarve nicht von einer multipolaren Delamination, sondern von einer scharf lokalisirten Invagination sich ableiten.

Auch die Heranziehung eines Primitivhügels ist zum mindesten für die typische Larvenform mit ihren dotterarmen Eiern nicht gerechtfertigt, dotterreiche Eier mögen sehr leicht unabhängig von einander ähnliche Bildungen aufweisen, die mir aber im Übrigen selbst für *Pallene* noch nicht genügend aufgeklärt erscheinen.

Die Existenz einer Leibeshöhle an der Basis der Extremitäten gilt Morgan als ein weiterer Beweis der engen Verwandtschaft zwischen Pantopoden und Arachnoiden, schon oben habe ich die Gründe dargelegt, wesshalb ich das Bestehen einer solchen auf das allerschärfste zurückweisen muss.

Wirkliche Vergleichspunkte sind dagegen die in die Extremitäten sich hinein erstreckenden Darmdivertikel. Jedoch muss ich an meine obigen Ausführungen hierbei erinnern, wonach die Tendenz zur Divertikelbildung des Darmes sowohl Crustaceen, wie Pantopoden, wie Arachnoiden von ihren annelidenartigen Urahnen in gleicher Weise vererbt worden ist, so dass eine extreme Ausbildung derselben sehr wohl auf zwei Entwicklungsreihen unabhängig von einander möglich war, während sie bei der dritten Reihe, den Krebsen, unterdrückt oder in ihrer Entwicklungstendenz in andere Bahnen gelenkt wurde.

Weiteren Anlass zum Vergleiche zwischen Pantopoden und Arachnoiden bietet die Scherenbildung der ersten Extremität. Scherenbildung finden wir indessen so häufig und in so mannigfacher Variation bei Krebsen und Spinnen, dass auf sie kein allzugroßes Gewicht gelegt werden darf, da eben die Anforderungen der Lebensweise sehr leicht derartige Umformungen des äußeren Körpers herbeizuführen vermögen. Auch Dohrn hält übrigens die Scherenbildung der ersten Extremität der Pantopoden keineswegs für eine ursprüngliche Erscheinung.

Für eine Verwandtschaft mit den Arachnoiden führt Morgan endlich noch den inversen Bau des Auges an. Diese Ähnlichkeit ist ganz zweifellos eine recht auffallende, aber wir dürfen nicht vergessen, dass, wie Hesse erst neuerdings gezeigt hat, die Inversion sehr verschiedenen Ursprungs sein kann, dass ferner das typische Naupliusauge den Arachnoiden völlig zu fehlen scheint, während es hier bei den Pantopoden zum allermindesten als ein vorübergehendes Entwicklungsstadium längere Zeit bestehen bleibt, und dass wir gerade über den Zusammenhang zwischen diesem Larvenauge und dem fertigen Pantopodenauge noch sehr wenig oder nichts wissen. Nehmen wir hinzu die außerordentliche Schwierigkeit, welche das Arthropodenauge überhaupt für phylogenetische Spekulationen darbietet, so wird man zugeben müssen, dass es zum mindesten einer weit eingehenderen

Kenntnis des Baues wie vor Allem der Entwicklung der hier in Frage kommenden Augen bedarf, um sichere Schlüsse auf dieser Grundlage aufbauen zu können, zumal eben das Auftreten typischer Medianaugen bei den Pantopoden einen sehr gewichtigen Grund gegen eine Verwandtschaft mit den Arachnoiden darstellt.

Ein großes Hindernis für den Vergleich zwischen Pantopoden und Spinnen bildete von jeher die Extremitätenzahl beider Gruppen, in so fern wir für die Pantopoden sieben typische Extremitäten annehmen müssen, für die Arachnoiden nur sechs. Dass die siebente Extremität der Pantopoden wohl einer oder vielleicht sogar der ersten Abdominalextremität der Spinnen entspricht, erscheint mir durchaus annehmbar, aber das sagt doch im Grunde nichts Anderes, als dass von den mehr oder minder zahlreichen Extremitätenpaaren, wie sie allen Arthropoden von ihren annelidenartigen Vorfahren her zur Verfügung standen, den Pantopoden eben sieben erhalten blieben, dass mithin die Ausbildung ihrer speciellen Körperregionen einen besonderen Weg ging, ganz wie derjenige der Crustaceen, weiter entfernt derjenige der Arachnoiden und schließlich am weitesten entfernt derjenige der Tracheaten.

Noch an andere Verwandtschaftsbeziehungen hat man bei den Pantopoden gedacht, MEINERT vergleicht ihren Schnabel mit dem Rüssel von *Koenenia*, behauptet, dass Extremität zwei und drei nichts mit den definitiven Gliedmaßen zu thun haben, sondern abgeworfen werden, und setzt schließlich Extremität vier bis sieben den rudimentären Abdominalanhängen der Spinnen homolog, eine zum mindesten etwas kühne Hypothese, deren thatsächliche Begründung mir leider der dänisch geschriebene Text vorenthält. ADLERZ basirt seine Auffassung des Pantopodenkörpers auf einer Ableitung des Schnabels aus der Verschmelzung von Oberlippe und erstem postoralen Beinpaar, wie sie durch die Entwicklungsgeschichte ohne Weiteres auf das vollständigste widerlegt wird, JOURDAIN will sie den Milben auf Grund einer sehr oberflächlichen Betrachtungsweise angeschlossen wissen, und IHLE nimmt gar die Myriapoden als ihre direkten Vorfahren in Anspruch (!).

Meine Untersuchungen haben mich in vieler Beziehung zu der von DOHRN begründeten Auffassung zurückgeführt, in höherem Maße als DOHRN sie selbst später glaubte aufrecht erhalten zu dürfen. Am besten gehen wir dabei von dem Nauplius aus, der nach der jetzt herrschenden Ansicht auf eine, vielleicht bereits gegliederte, Annelidenlarve zurückzuführen ist, die sekundär durch bestimmte Krebscharaktere, welche von dieser Gruppe erworben und auf jüngere Entwicklungsstadien zurückverlegt wurden, modificirt worden ist. Die jetzige Larvenform ist also keine Ahnenform mehr, sondern cänogenetisch umgeändert, in so fern fremde, von späteren Geschlechtern erworbene Charaktere auf sie übertragen wurden. Solche Charaktere waren Zweiästigkeit der Extremitäten, Rückenschild, unpaares Medianauge, frontale Sinnesorgane, Auflösung des Cöloms. Die gleiche Betrachtungsweise wendete Dohrn auf die Pantopodenlarve an, sie ist eine Annelidenlarve, welche eine ganze Anzahl späterer Pantopodenmerkmale in ihren Bau aufgenommen hat, so die Scherenbildung der ersten Extremität, die Ausbildung eines Schnabels, das unpaare Medianauge, die Auflösung des Cöloms. So weit stimme ich also der Dohrn'schen Definition bei, aber Dohrn leugnet im Übrigen jede Beziehung zu den Crustaceen, und lässt die Urform schon tief an der Wurzel ihres gemeinsamen Ursprungs aus einander gehen. Dieser Auffassung vermag ich mich nicht anzuschließen, muss vielmehr beide Gruppen enger mit einander verbinden. Von gemeinsamen Vorfahren übernommen haben wohl beide die Verhältnisse des Nervensystems, d. h. ein oberes Schlundganglion und den aus einer Reihe postoraler Ganglien bestehenden Bauchstrang, weiter die Tendenz zur Divertikelbildung des Darmes und endlich wahrscheinlich Cölom und Nephridien. Auf der zweiten, noch gemeinsamen Ahnenstufe erworben und auf die noch gemeinsame Larvenform zurückverlegt haben sie die Grundzüge des Bildungsprocesses der Primitivanlagen, die Ausbildung der Beindrüsen und des unpaaren Medianauges, die Auflösung des Cöloms, weiter hier die Rumpfsegmente der Larve auf die Zahl drei fixirt. Nun kam der Zeitpunkt, wo beide Formenkreise sich trennten, wo mit veränderter Lebensweise beide früher Gemeinsames verschieden ausbildeten, neue Eigenthümlichkeiten erwarben und sekundär auch dem Bau ihrer Larve einfügten. Die frei schwimmende Naupliuslarve und die kriechende Protonymphonlarve hatten sich auf diese Weise gesondert, jene erwarb zweiästige Extremitäten und einen Rückenschild, behielt die Nephridien unter bestimmten Modifikationen bei, diese bewahrte die einästigen Extremitäten, entwickelte in extremer Weise die Blindschläuche des Darmes, verlor die Nephridien und bildete neu den Schnabel und die Schere der ersten Extremität aus.

Wir haben hiermit durch das Studium der Larvenentwicklung eine bestimmte Grundlage zur Beurtheilung der phylogenetischen Beziehungen der Pantopoden gewonnen, die sich also durchaus enger dem Crustaceenstamme als irgend einer der beiden übrigen großen Arthropodengruppen, den Arachnoiden und Tracheaten anschließen, es würde nun noch erübrigen, die Umbildung der Larvenform zum fertigen Organismus und im Anschluss daran diesen selbst der nämlichen eingehenden, vergleichenden Betrachtungsweise zu unterwerfen. Ich hoffe, dass mir die Zukunft zur Gewinnung des hierzu nothwendigen, schwierig zu verschaffenden Materials Gelegenheit bieten wird, um so diese Untersuchung zu einem ergänzenden Ende führen zu können.

Marburg i. H., Januar 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. G. Adlerz, Bidrag till Pantopodernes morfologi och utvecklings historia. Bih. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. XIII. Afd. 4. 1888. (Jahresber. Neapel 1888.)
2. F. M. Balfour, Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. microsc. sc. N. S. Vol. XX. 1880.
3. A. Brauer, Über das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Anhang Abh. k. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1892.
4. C. Claus, Zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Abh. königl. Gesellsch. Wiss. Göttingen. Bd. XVIII. 1873.
5. C. Claus, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia. Arb. zool. Institut Wien. Bd. VI. 1886.
6. C. Claus, Das Medianauge der Crustaceen. Ebenda. Bd. IX. 1891.
7. A. Dohrn, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 2. Über Entwicklung und Bau der Pycnogoniden. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. V. 1869.
8. A. Dohrn, Neue Untersuchungen über Pycnogoniden. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. I. 1878.
9. A. Dohrn, Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel. Bd. III. 1881.
10. E. S. Goodrich, On the relation of the arthropod head to the annelid prostomium. Quart. Journ. micr. sc. N. S. Vol. XL. 1898.
11. C. Grobben, Die Entwicklungsgeschichte der Moïna rectirostris. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. II. 1879.
12. C. Grorben, Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis. Ebenda. Bd. III. 1881.
13. C. Grorben, Einige Bemerkungen zu Dr. P. Samassa's Publikation über die Entwicklung von Moïna rectirostris. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. 1893.
14. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Diese Zeitschrift. Bd. LXX. 1901.

15. P. P. C. Hoek, Report on the Pycnogonida, dredged by H. M. S. Challenger. Report on the scient. results of the voyage etc. Zoology. Vol. III. 1881.
16. P. P. C. Hoek, Nouvelles études sur les Pycnogonides. Arch. Zool. exp. et gén. Vol. IX. 1882.
17. R. W. Hoffmann, Zur Orientirung kleinster mikroskopischer Objekte. Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie. Bd. XV. 1898.
18. J. E. W. Ihle, Über die Phylogenie und systematische Stellung der Pantopoden. Biolog. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.
19. S. Jourdain, Affinités zoologiques des Pantopodes. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 9. sér. Tome IV. 1892.
20. J. S. Kingsley, The embryology of Limulus. Part II. Journ. Morphol. Vol. VIII. 1893.
21. K. Kishinouye, On the development of Limulus longispina. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. V. 1891.
22. E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. II. Heft. Jena 1892.
23. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Jena 1888/1894.
24. J. Lebedinsky, Die Entwicklung der Daphnia aus dem Sommereie. Zool. Anzeiger. XIV. Jahrg. 1891.
25. R. v. Lendenfeld, Die Larvenentwicklung von Phoxichilidium plumulariae. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
26. Fr. Meinert, The danish Ingolf-Expedition. Vol. III. Part 1. Kopenhagen. Pycnogonida. 1899. (Jahresber. Neapel 1899.)
27. Ed. Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. V. Das Mesoderm der Ringelwürmer. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1901.
28. T. H. Morgan, Contribution to the embryology and phylogeny of the Pycnogonida. Stud. Biol. Lab. J. Hopk. Univ. Vol. V. 1891.
29. J. Morin, Zur Entwicklungsgeschichte der Spinnen. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1886/1887.
30. J. Morin, Studien über die Entwicklung der Spinnen. Abhandl. Neuruss. Gesellsch. Naturf. Odessa. Bd. XIII. 1888. (Russisch.)
31. D. D. Pedaschenko, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis L. Trav. Soc. impér. Natur. St. Pétersb. Tome XXVI. 1898.
32. P. Pelseneer, Observations on the nervous system of Apus. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XXV. 1885.
33. E. Ray Lankester, Observations and reflections on the appendages and on the nervous system of Apus cancriformis. Ebenda. N. S. Vol. XXI. 1881.
34. P. Samassa, Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. I. Moïna rectirostris. II. Daphnella, Daphnia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
35. M. Samter, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Leptodora hyalina Lillj. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. 1900.
36. Wl. Schimkewitsch, Étude sur l'anatomie de l'Épeire. Ann. sc. nat. Zool. Tome XVII. 1884.
37. Wl. Schimkewitsch, Studien über parasitische Copepoden. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

38. Wl. Schimkewitsch, Über die Entwicklung des Darmkanals bei einigen Arachniden. Verhandl. K. Nat. Gesellsch. St. Petersburg. Bd. XXIX. 1898.
39. C. Semper, Über Pycnogoniden und ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen. Arb. Zool. Inst. Würzburg. Bd. I. 1874.
40. F. Spangenberg, Zur Kenntnis von Branchipus stagnalis. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl. 1875.
41. F. Urbanowics, Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden. Zool. Anzeiger. VII. Jahrg. 1884.
42. F. Urbanowics, Zur Embryologie der Copepoden. Lwow 1885.
43. H. Viallanes, Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. sc. nat. Zool. Tome XIV. 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Gebrauchte Abkürzungen:

ag_{1-3}, Ausführgang der Extremitätendrüsen *I—III*;
agz, Zelle des Ausführganges von Extremitätendrüse *I*;
au, Auge;
aug, Augenganglion;
aun, Augennerv;
az, äußeres Epithel des Keimes;
bg_{1-4}, Bauchganglion *I—IV*;
bz, Bindegewebszellen;
ch, Chitinhülle des Körpers;
d_{1-3}, Dorn von Extremität *I—III*;
dsn, dorsaler Schnabelnerv;
dz, Drüsenzellen von Extremitätendrüse *I*;
dzp, dorsale Zellenplatte;
ed, Enddarm;
epz, Epithelzellenbelag von Extremitätendrüse *I*;
est, Einstülpungsstelle der inneren Zellenmasse;
ex, Exkretzelle;
ext_{1-4}, Extremität *I—IV*;
ext.dr.I—III, Extremitätendrüse *I—III*;
fh, Furchungshöhle;
hz, Hüllzellen des Auges;
iz, primäre innere Zellenmasse;
iz_1, iz_2, die beiden sekundären inneren Zellenlagen;
iz_3, tertiäre innere Zellenmasse;
mbz, Muskelbindegewebsanlage;
md, Mitteldarm;
mda_{1-3}, Darmaussackung *I—III*;
mz, Muskelzellen;
n_{1-4}, Nerven zu Extremität *I—IV*;
oes, Ösophagus;
osg, oberes Schlundganglion;
pr, Proktodäum;
pz, Pigmentzellen des Auges;
qr, erste und zweite Querfurche;
rz, Retinazellen;
sa, Schnabel;
sc, Schlundkommissur;
sdr, Scherendrüse;
sg, Schnabelganglien;
sto, Stomodäum;
vk, Vorkerne (♂ u. ♀);
vr, Ventralrinne;
vsn, ventrale Schnabelnerven;
vz, Vacuolenzellen der ersten Extremitätendrüse;
x, Zellenhäufchen am hinteren Körperende der Larve.

Die Erklärung der abgekürzten Bezeichnungen der Muskeln siehe im Texte p. 224.

Tafel XIII.

Fig. 1. Oberflächenansicht der dorsalen Hälfte des Keimes mit der Einsenkungsstelle von Mitteldarm- und Muskelbindegewebsanlage. Vergr. 450.

Fig. 2. Oberflächenansicht der ventralen Hälfte des Keimes mit der Ventralrinne. Vergr. 450.

Fig. 3. Oberflächenansicht der ventralen Hälfte des Keimes mit der ersten Querfurche zur Scheidung der ersten Extremität von der zweiten und dritten. Vergr. 450.

Fig. 4. Die gleiche, nur etwas ältere Ansicht mit der Anlage der zweiten Furche zur Scheidung sämmtlicher drei Extremitätenpaare. Vergr. 450.

Fig. 5. Ventralansicht mit beginnender Verschiebung der Extremitäten. Vergr. 450.

Fig. 6. Ventralansicht mit vorgeschrittener Verschiebung der Extremitäten. Vergr. 450.

Fig. 7. Ventralansicht mit Ausbildung des Schnabels und erster Andeutung der Scherenbildung der ersten Extremität. Vergr. 450.

Fig. 8. Ventralansicht mit vorgeschrittener Schnabel- und Scherenbildung. Vergr. 450.

Fig. 9. Ventralansicht einer ausgebildeten Larve innerhalb der Eihülle. Vergr. 450.

Fig. 10. Linke Seitenansicht eines Embryo vom Stadium der Fig. 5. Vergr. 450.

Fig. 11. Dessgl. von einem Stadium, welches zwischen Fig. 7 und 8 gelegen ist. Vergr. 450.

Fig. 12. Dessgl. von einem noch etwas älteren Stadium mit fast vollendeter Schnabel- und Scherenbildung. Vergr. 450.

Tafel XIV.

Fig. 13. Ventralansicht einer freilebenden jungen Larve. Vergr. 350.

Fig. 14. Dorsalansicht der gleichen Larve. Vergr. 350.

Fig. 15. Linke Seitenansicht von der gleichen Larve. Vergr. 350.

Fig. 16. Längsschnitt des dorsalen Retraktormuskels des Schnabels. Vergr. etwa 1500.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Beindrüse der Extremität *II*. Vergr. 850.

Fig. 18. Längsschnitt durch die Scherendrüse der ersten Extremität. Vergrößerung 600.

Fig. 19. Querschnitt durch den Schnabel der freien Larve. Vergr. 600.

Fig. 20. Querschnitt durch einen Augenbecher. Vergr. 1200.

Fig. 21. Längsschnitt durch die Augenbecher senkrecht zur Körperoberfläche. Vergr. 1200.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Augenbecher parallel der Körperoberfläche. Vergr. 1200.

Fig. 23. Theil eines Querschnittes der dorsalen Hälfte der Larve mit Gehirn, Augennerv, Augenganglien und Augenbechern. Vergr. 850.

Fig. 16—23 sind sämmtlich Details der Organisation der ausgebildeten Larve.

Tafel XV.

Fig. 24. Schnitt durch das Ei auf dem Stadium der Befruchtung. Vergr. 450.

Fig. 25. Schnitt durch das vierzellige Stadium. Vergr. 450.

Fig. 26. Schnitt durch ein etwa 16zelliges Stadium mit beginnender Furchungshöhle. Vergr. 450.

Fig. 27. Schnitt durch eine ältere Blastula mit weiter Furchungshöhle. Vergr. 450.

Fig. 28. Schnitt durch ein älteres Stadium als das vorhergehende mit beginnender Abplattung und Einsenkung des dorsalen Poles. Vergr. 450.

Fig. 29—32. Schnitte durch fortlaufend älter werdende Stadien, den Verlauf der Einsenkung zeigend, sowie (auf Fig. 32) den Beginn der Scheidung innerhalb der inneren Zellenmasse. Vergr. 450.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch ein weiter entwickeltes Stadium, die Trennung innerhalb der inneren Schicht ist vollzogen. Vergr. 450.

Fig. 34. Sagittalschnitt mit beginnendem Verschluss der Einstülpungsstelle und noch stärkerer Verschiebung nach dem vorderen Pole. Vergr. 450.

Fig. 35. Sagittalschnitt mit der ersten Stomodäum- und Extremitätenanlage. Vergr. 450.

Fig. 36. Sagittalschnitt. Stomodäum tiefer eingesenkt. Ventralrinne und Querfurchen tief eingeschnitten. Auflösung der beiden inneren Zellenlagen. Vergr. 450.

Fig. 37. Sagittalschnitt. Extremitäten vom Körper abgehoben. Stomodäum verschiebt sich nach vorn. Vergr. 450.

Fig. 38. Sagittalschnitt. Stomodäum noch weiter nach vorn geschoben, seine Ränder aufgewulstet. Auf der Ventralseite erste Anlage des Bauchstranges. Vergr. 450.

Fig. 39. Sagittalschnitt. Stomodäum ganz an die Vorderseite verschoben. Schnabel sich vom Körper absetzend. Abspaltung der dorsalen Zellenplatte im Inneren. Anlage des Cerebralganglions vorhanden. Vergr. 450.

Fig. 40. Sagittalschnitt. Der Schnabel hat völlig die Ventralseite erreicht, ist scharf vom Körper abgehoben. Nervensystem und dorsale Zellenplatte bereits deutlich ausgebildet. Vergr. 450.

Fig. 41. Sagittalschnitt eines älteren Stadiums. Schnabel wohl ausgebildet. Erstes Auftreten des Darmlumens. Vergr. 450.

Fig. 42. Sagittalschnitt. Äußeres Körperepithel weit vom Körper abgehoben. Erste Anlage des Proktodäums. Vergr. 450.

Fig. 43. Hinterer Abschnitt eines Sagittalschnittes, die Proktodäumanlage zeigend. Vergr. 600.

Tafel XVI.

Fig. 44. Sagittalschnitt durch eine ausgebildete Larve. Vergr. 600.

Fig. 45. Querschnitt des Keimes, dorsal den Verschluss der Einsenkungsstelle der inneren Zellenmasse zeigend, ventralwärts die erste Anlage der Ventralrinne. Vergr. 450.

Fig. 46. Querschnitt mit stärker ausgeprägter Ventralrinne und deutlicher Scheidung der inneren Zellenmasse in zwei Lagen. Vergr. 450.

Fig. 47. Querschnitt. Ventralrinne tief eingesenkt, innere Zellenmasse aufgelöst. Vergr. 450.

Fig. 48. Querschnitt. Ventralrinne seitlich sich verschiebend zur Ausbildung der Extremitäten. Vergr. 450.

Fig. 49—51. Querschnitte, die allmähliche Scheidung der Anlagen des Mitteldarmes, des Muskelbindegewebes und der dorsalen Zellenplatte zeigend. Vergr. 600.

Fig. 52—56. Querschnitte, die weitere Ausbildung der gleichen Anlagen zeigend. In Fig. 53 tritt ein Darmlumen auf, in Fig. 55 ist die dorsale Zellenplatte völlig losgelöst, sind die Muskelzellen bereits wohl differenzirt. Vergr. 600.

Fig. 57. Längsschnitt durch das Mittelglied der dritten Extremität, die fast fertig ausgebildeten Muskelfasern zeigend. Vergr. 600.

Fig. 58. Frontalschnitt durch die Ventralhälfte des Keimes, sämmtliche drei Bauchganglienpaare zeigend. Vergr. 450.

Fig. 59. Schnitt durch den Schlundring auf einem vor dem Ausschlüpfen stehenden Stadium. Vergr. 600.

Fig. 60. Querschnitt, zu beiden Seiten des Stomodäums die Anlage des oberen Schlundganglions aufweisend. Vergr. 450.

Fig. 61. Querschnitt, mit sich eben loslösender Gehirnanlage. Vergr. 450.

Fig. 62. Querschnitt durch den vorderen Körpertheil des Keimes mit der Anlage des ersten Bauchganglions. Vergr. 450.

Fig. 63. Dessgl. mit losgelöster Anlage des ersten Bauchganglions. Vergr. 450.

Fig. 64. Querschnitt, die erste Anlage des zweiten und dritten Bauchganglions zeigend. Vergr. 450.

Fig. 65. Querschnitt, mit sich eben loslösender Anlage des zweiten und dritten Bauchganglions. Vergr. 450.

Tafel XVII.

Fig. 66. Querschnitt durch den vorderen Körpertheil der erwachsenen und ausgebildeten Larve. Vergr. 600.

Fig. 67. Dessgl. durch den mittleren Körperabschnitt. Vergr. 600.

Fig. 68. Dessgl. durch den hinteren Körperabschnitt. Vergr. 600.

Fig. 69—70. Obere Hälften von Querschnitten, die Ausbildung der dorsalen Zellenplatte darstellend. Vergr. 600.

Fig. 71. Querschnitt durch die hintere Hälfte des Körpers einer vor dem Ausschlüpfen stehenden Larve, die Herzanlage (*dzp*) zeigend. Vergr. 600.

Fig. 72—76. Längsschnitte durch die erste Extremität, die Anlagen und Ausbildung ihrer Drüsen darstellend. Vergr. 600.

Fig. 77. Extremitätendrüse der ersten Extremität im Längsschnitt. Vergrößerung 850.

Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken.

Von

Joh. Thiele

(Berlin).

Mit Tafel XVIII—XXVII und 21 Figuren im Text.

Wenngleich die Phylogenie der Mollusken in den letzten Jahren wiederholt Gegenstand der Erörterung gewesen ist, so in den Arbeiten von B. Haller (18)[1], Pelseneer (35) und Plate (39), sind doch viele wichtige Punkte theils noch ganz unklar, theils strittig geblieben, daher sei es mir gestattet, nach einer etwa 15jährigen Beschäftigung mit der Anatomie der Mollusken und der Solenogastren, die Anschauungen, die ich mir im Laufe der Zeit bilden konnte, nunmehr im Zusammenhange darzulegen. Wenn ich von den gegenwärtig herrschenden Ansichten abweiche, so geschieht das nur darum, weil ich nach reiflichem Erwägen ihre Unhaltbarkeit erkannt habe; möge man ernsthaft nachprüfen und das Brauchbare annehmen! Ich hoffe, es wird dessen nicht ganz wenig auf den nachfolgenden Seiten zu finden sein.

In mehreren kleineren Arbeiten habe ich bereits Punkte, die ich auch hier berühren muss, erörtert, besonders aber ist die Beschreibung einiger Solenogastren (52) eine Vorarbeit der jetzt vorliegenden, die ursprünglich als deren Fortsetzung gedacht war, doch habe ich den Haupttitel »Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren« schon aus dem Grunde nicht beibehalten, weil ich jetzt die Gruppe der Amphineuren nicht mehr als natürlich anerkennen kann, außerdem aber auch darum, weil durch die Bearbeitung der Chitonen durch Plate eine genauere Beschreibung derselben von meiner Seite überflüssig geworden ist. Statt dessen habe ich etwas eingehendere

---

[1] Die Zahlen verweisen auf die Nummern des Litteraturverzeichnisses.

Angaben über die ältesten Gastropoden und Lamellibranchien gemacht und Vergleiche zwischen ihnen und den Chitonen angestellt.

Auf eine Polemik gegen diejenigen Zoologen, die von der meinigen abweichende Ansichten vertreten haben, habe ich im Allgemeinen verzichtet; die Begründung meiner Anschauungen schließt zumeist die Widerlegung der entgegengesetzten ein. Hier will ich nur erwähnen, dass eine Abstammung des Molluskenphylums von den Anneliden noch bis in die neueste Zeit (35) Vertreter gefunden hat, während auf der anderen Seite sich die Stimmen für eine Herleitung desselben von den Turbellarien mehren. Die Stellung der Solenogastren ist noch durchaus unklar, ihre Ableitung von Chitoniden hat ziemlichen Anklang gefunden, nur PLATE hat sich neuerdings dagegen ausgesprochen und sich meiner Ansicht, dass sie primitiver als die Chitonen sind, angeschlossen, doch will er sie im Kreise der Mollusken belassen.

Einige Fachgenossen haben meine Studien durch Überlassung von Material unterstützt, insbesondere die Herren AGASSIZ, APPELLÖF, EHLERS, HADDON, LANG, VON MARTENS; ich erfülle hiermit die angenehme Pflicht, ihnen meinen Dank öffentlich auszudrücken.

Beiträge zur Kenntnis der Solenogastren.

Seit Abfassung meiner früheren Arbeit habe ich noch einige Solenogastren untersuchen können, so dass ich meine Kenntnis von deren Organisation erweitert habe. Zwei australische Arten habe ich kurz beschrieben (55) und will von diesen jetzt eine ausführliche Bearbeitung liefern. Außerdem haben mir *Neomenia carinata* und *Chaetoderma nitidulum* vorgelegen, die beide von WIRÉN (65) eingehend untersucht und beschrieben worden sind; trotzdem kann ich in einigen Punkten zur Ergänzung und Berichtigung dieser Angaben beitragen. Endlich hatte Herr Professor LANG die Güte, mir die Präparate der von HEUSCHER beschriebenen *Proneomenia* zur Durchsicht anzuvertrauen.

Notomenia clavigera Thiele (Fig. 1—16).

Herr Professor HADDON hatte die Güte mir ein paar Skizzen des lebenden Thieres zu übersenden, von denen ich in Fig. 1 eine Ansicht des Vorderendes und in Fig. 2 und 3 solche des Hinterendes zum Abdruck bringe. An der ersteren fällt ein Grübchen über der Mundhöhle, welche doch wohl die größere Öffnung darstellt, auf, oder sollte letztere der vorderen Bauchgrube entsprechen? Oder ist der vordere hufeisenförmige Wulst die hervorgestülpte Cirrenmasse der Mundhöhle? Das ist leider nicht zu entscheiden. Interessant ist am Hinterende die starke Aufwulstung der Ränder der ventralen Rinne, welche ganz ähnlich einem Kriechfuße erscheinen, und so hat HADEON auf der Zeichnung auch das Wort: foot hinzugesetzt. Die Kloakenöffnung scheint im Ganzen halbmondförmig zu sein; Fig. 2 zeigt jedoch darunter noch eine kleine mediane Rinne, welche vielleicht die Öffnungen der beiden Ausführungsgänge der Keimdrüsen trennt. Nach einer Umrisszeichnung scheint das Thier starke seitliche Krümmungen ausgeführt zu haben. Die Länge wird zu 6 mm angegeben.

Das Aussehen des konservirten Thieres, so wie es in meine Hände gelangt ist, habe ich in Fig. 4 dargestellt. Es war vorn niedriger als hinten, am vorderen Ende abgerundet, am hinteren abgestutzt, der unter der Kloakenöffnung gelegene Theil war ein wenig vorgewölbt, dagegen waren die Ränder der Bauchrinne nicht so aufgewulstet wie im Leben. Die Länge betrug in Folge der Kontraktion nur 4 mm. Die Färbung war hellbräunlich.

Das einzige Exemplar wurde in der Torresstraße gefunden, in einer Tiefe von 20 Faden = 36,5 m. Es war leider nicht so gut konservirt, dass man alle Einzelheiten daran erkennen kann; dazu kommt, dass alle Zwischenräume von zahlreichen Zellen (Blutzellen?) erfüllt sind, so dass auch durch sie die Untersuchung erschwert wird.

Der Bau der Körperbedeckung ist leider nicht so weit erkennbar, dass ich darüber ganz klar geworden bin. Die Hypodermiszellen haben jeden Zusammenhang verloren und sehen ähnlich wie Blutzellen aus. Darüber liegt eine schwache Cuticula, die in den Schnitten stark gefaltet erscheint, was vielleicht durch Hypodermisfortsätze bewirkt ist. In dieser Cuticularsubstanz stecken, mit ihren unteren Enden dicht über dem Epithel gelegen, die ganz eigenartigen Spicula (Fig. 9), die in ausgebildetem Zustande als keulenförmige, quergeringelte Körper erscheinen (Fig. 5), meistens deutlich gekrümmt, dazwischen zahlreiche junge Spicula, welche den distalen Enden der fertigen ähnlich sind. Bei näherem Studium erkennt man, dass die Ringelung dadurch hervorgerufen wird, dass der dünne verkalkte Mantel an der Innenseite regelmäßige Ringfältchen besitzt, die im optischen Längsschnitt sägezahnförmig erscheinen. Der Innenraum ist nicht leer, da er vom Hämatoxylin ähnlich der Cuticula stark gefärbt wird (Fig. 6 *b*), während das distale Ende — etwa in einer Länge von 10—15 μ — von einer Kalkmasse erfüllt ist, die wie ein Rhaphidenbündel aussieht und wahrscheinlich auch wirklich aus Kalknädelchen zusammengesetzt ist. Bei den jungen Exemplaren reicht die Querringelung bis zum proximalen Ende, während dieses bei den fertigen Spicula in ähnlicher Ausdehnung wie das distale ungeringelt ist (Fig. 6 *a*). Die Länge dieser Gebilde beträgt 60—100 μ bei einer Dicke von 12—15 μ.

Ventral verläuft eine Längsrinne mit einem medianen bewimperten Fältchen. Vorn hinter der Mundhöhle vertieft sich die Rinne zu einer Grube, in welche sehr starke Drüsenmassen (Fig. 8—10 *gma*) ausmünden, welche das obere Schlundganglion und den Vorderdarm umgeben. Im Gegensatz zu dieser mächtigen Entwicklung der Grubendrüse ist der doppelte Drüsenstreifen, der sonst neben der Falte in die mediane Längsrinne mündet, hier so schwach entwickelt, dass er bei der ungenügenden Konservirung kaum wahrgenommen wird, doch zweifle ich nicht an dem Vorhandensein solcher drüsigen Elemente. Dass die Rinne mit der Kloake ohne jeden Zusammenhang ist, geht aus den Fig. 2 und 3 sehr klar hervor. Auch über das Vorkommen eines hinteren Sinnesorgans kann ich keine Klarheit erlangen.

Das Nervensystem besteht aus einem gut entwickelten oberen Schlundganglion, von dem nach vorn die Nerven zu der Cirrenmasse der Mundhöhle, nach hinten die Lateralstränge, sowie die Connective zu den ventralen Längssträngen und den Buccalganglien abgehen.

Die Ventralstränge sind vorn stark angeschwollen (Fig. 9). Neben einem kleinen Blindsäckchen unterhalb des Schlundes liegen die beiden Buccalganglien. Weitere Einzelheiten sind nicht erkennbar.

Ganz am Vorderende findet sich eine von sehr zahlreichen Cirren erfüllte Höhlung (Fig. 7), umgeben von starken gangliösen Zellmassen, welche durch kurze Nerven mit den oberen Schlundganglien in Zusammenhang stehen. So weit ich es erkenne, steht diese Höhlung nicht mit dem Vorderdarm in Verbindung, vielmehr öffnet sich dieser am Vorderende der ventralen drüsigen Grube (Fig. 8).

Der Vorderdarm erscheint in den Schnitten als eine enge zusammengedrückte Röhre (Fig. 8, 9 *oe*) von geringer Länge, von der in einiger Entfernung von der äußeren Öffnung ein enges Blindsäckchen abgeht, das unter dem Schlunde, zwischen den Buccalganglien gelegen ist (Fig. 9 *sr*) und welches nach seiner Lage der Radulascheide anderer Solenogastren homolog sein dürfte. Die Speicheldrüsengänge scheinen in den Ösophagus zugleich mit dem ventralen Blindsäckchen auszumünden. Von da geht jeder der beiden Ausführungsgänge schräg nach der Seite und nach hinten und verläuft alsdann dicht unter der Körperwand nach hinten (Fig. 10 *eg*), um sich schließlich zu einer Ampulle zu erweitern (Fig. 11 *eg*). In diesen Gang mündet eine umfangreiche Zellenmasse aus, die sich den Drüsen der vorderen Bauchgrube anschließt und neben dem Ösophagus und dem vorderen Theile des Mitteldarmes gelegen ist (Fig. 9, 10 *gs*). Unweit hinter der Speicheldrüsenmündung verbindet sich der enge Ösophagus mit dem ventralen Theile des T-förmigen Mitteldarmes. Dieser reicht mit seinem blindgeschlossenen Vorderende bis über das obere Schlundganglion, indem er von unten und den Seiten her durch die Drüse der vorderen Bauchgrube zusammengedrückt wird, wodurch er einen T-förmigen Querschnitt erhält (Fig. 9 *i*). Nachdem er alsdann den Vorderdarm aufgenommen, erweitert er sich mehr ventralwärts, bleibt aber durch die Speicheldrüsen noch eingeengt (Fig. 10). Weiterhin bilden die Keimdrüsen einen dorsalen in das Lumen des Mitteldarmes vorspringenden Längswulst und durch seitliche, auf einander folgende Einschnürungen werden regelmäßige Taschen gebildet (Fig. 12). Am hinteren Körperende wird der Darm durch die Ausführungsgänge der Keimdrüsen, sowie das Pericardium stark verengt (Fig. 13, 14) und schließlich mündet er in die »Kloake«, die sich über ihm und dem Pericardium weit in das Körperinnere erstreckt, aus (Fig. 15).

Das Epithel, welches den Mitteldarm auskleidet, ist fast durchweg hoch, mit basalen Kernen und darüber von dichtgedrängten Sekrettröpfchen erfüllt. Zwischen diesen fallen glänzende gelbe, mit einigen dunkeln Körnchen durchsetzte Körperchen von lang ovaler Form auf. Im vorderen Blindsacke sind die Zellen bedeutend niedriger.

In einem Theile des hinteren Darmabschnittes sehe ich eine dorsale Falte von niedrigem, sekretlosen Epithel (Fig. 13), doch scheint diese nur von kurzer Ausdehnung zu sein.

Die »Kloake«, welche hier aber diese Bezeichnung nicht verdient, da sie nur die Darmmündung enthält, ist bei unserer Form vor Allem durch die dorsale Lage ausgezeichnet, während sie sonst mit ihrem Vorderende in der Regel unter dem Darm gelegen ist. Die von einem ziemlich niedrigen, wahrscheinlich wimpernden Epithel bekleidete Tasche erstreckt sich mit ihrem geschlossenen Vorderende bis über das Pericardium (Fig. 14). Ihr Hohlraum erscheint in den Querschnitten halbmondförmig, da er von unten her durch die Eingeweide eingeengt wird, von unten her mündet auch der Darm aus, während die Ausführungsgänge der Keimdrüsen ganz am Hinterende des Thieres unterhalb von der Kloakenmündung nach außen münden (Fig. 16).

Wie schon die Zeichnungen HADDON's (Fig. 2 und 3) ergeben und wie die Querschnitte bestätigen, hört die ventrale Flimmerrinne auf, ehe sie das Hinterende des Thieres erreicht (Fig. 15, 16), so dass sie hier durch einen großen Zwischenraum von der Kloakenmündung getrennt ist.

Die Keimdrüsen liegen dorsal vom Mitteldarm als zwei Schläuche, deren Vorderende sich noch über einen Theil der Speicheldrüsen erstreckt. Dieser vorderste Theil wird ganz von kleinen rundlichen Zellen, jedenfalls Spermamutterzellen, erfüllt, weiterhin sind männliche und weibliche Keimstoffe deutlich gesondert, die Eier entspringen hauptsächlich von der dorsomedianen Kante und nehmen häufig das ganze Lumen der Drüse ein, wobei häufig die eine bedeutend mehr erweitert ist als die andere (Fig. 12). Die männlichen Elemente in verschiedenen Entwicklungsstadien nehmen die ventralen Theile ein, treten aber an Masse bedeutend gegen die Eier zurück. Diese sind zum Theil schon zur Reife gelangt und durch die engen Pericardialgänge in das Pericardium gelangt (Fig. 13, 14).

Von dem Pericardium gehen zwei im Anfange sehr enge Ausführungsgänge (Fig. 13 *da*) aus, welche sich ventralwärts und nach hinten wenden, dann stark erweitern und nach vorn umbiegen (Fig. 14 *da*). Sie entsenden hier von ihrer Dorsalseite einen Gang (Fig. 14 *rs'*), der nach vorn gerichtet ist und mit einer starken blasenförmigen Erweiterung (Fig. 13 *rs'*) endigt. Da diese mit reifem Sperma erfüllt ist, so ist ihre Deutung als Receptaculum seminis nicht zweifelhaft. Nun biegt der Ausführungsgang nach unten und hinten um und sein Epithel nimmt den Charakter einer Schalendrüse an (Fig. 14, 15 *dp*). Dieser drüsige Endtheil, dessen Epithel deutlich zwischen den Drüsenzellen Stützzellen erkennen lässt, verläuft gerade nach hinten und mündet, ohne sich mit dem der anderen Seite zu vereinigen, unterhalb der Kloakenöffnung direkt nach außen, wie Fig. 16, die einen etwas schrägen Schnitt durch das Hinterende des Thieres darstellt, deutlich zeigt.

Kopulations- oder Reizorgane fehlen. Die beiden Keimdrüsen stehen hier also nur durch das Pericardium mit einander in Verbindung und sind im Übrigen bis zur äußeren Mündung völlig getrennt, auch ohne Beziehung zu der Enddarmtasche, wie man hier die »Kloake« im Grunde nur bezeichnen kann.

Wie ich schon erwähnt habe, ist die Leibeshöhle völlig von zelligen Elementen erfüllt, die in der Hauptsache sicherlich Blutzellen sind. Das Herz bildet im vorderen Theile des Pericardiums einen starken dorsalen Wulst (Fig. 15 *c*), durch den weiterhin die

Pericardialgänge getrennt werden. Über der Kloake sind zu Packeten vereinigte Zellmassen wahrzunehmen, die vielleicht eine Blutdrüse darstellen. Zwischen und unter den vorderen Anschwellungen der Bauchstränge ist ein sehr umfangreicher Blutsinus vorhanden (Fig. 9 *vr*).

Über die Exkretionsverhältnisse kann ich wegen des mangelhaften Erhaltungszustandes nichts angeben.

Über die systematische Stellung der *Notomenia* kann man bei der ungenügenden Kenntnis vom Bau der Körperbedeckung nur die Vermuthung aussprechen, dass die schwache Cuticula, die fast nur zur Verkittung der basalen Enden der keulenförmigen Spicula dient, sie den Myzomeniidae (vgl. 52, p. 278, 279) zuweisen würde, unter welchem Namen ich die Gattungen mit schwacher Cuticula zusammengefasst habe. Der Vorderdarm zeigt Ähnlichkeit mit dem von *Rhopalomenia*, indessen wird diese Ähnlichkeit kaum als Grund anzusehen sein, diese beiden Gattungen als nahe verwandt zu betrachten, da *Rhopalomenia* im Bau der Körperbedeckung sich ganz ähnlich wie *Proneomenia* verhält, also der anderen Familie zugehört. Auch das Verhalten der Keimdrüsengänge, das bei unserer Gattung ganz besonders abweichend von dem gewöhnlichen Verhalten ist, gestattet kein bestimmtes Urtheil über deren Verwandtschaftsbeziehungen, wenn es auch nicht unwahrscheinlich ist, dass sich darin eine gewisse Hinneigung zu *Lepidomenia* und *Chaetoderma* ausdrückt. Jedenfalls darf man wegen der ganz von einander getrennten Ausführungsgänge, die ja recht einfach und daher auch primitiv erscheinen können, nicht annehmen, dass *Notomenia* eine primitive Form unter den Solenogastren ist, dem widerspricht vor Allem das Verhalten des Vorderdarmes. Im Ganzen wird wohl anzunehmen sein, dass *Notomenia* etwa neben *Lepidomenia* gestellt werden kann, wenn auch der Vorderdarm recht verschieden ist; die Körperbedeckung halte ich für ein Eintheilungsmerkmal größerer Gruppen, den Vorderdarm für ein solches von Gattungen und Arten.

Proneomenia australis Thiele (Fig. 17—35).

Von einer durch die »Gazelle« erbeuteten *Proneomenia*, die ich *Proneomenia australis* genannt habe, habe ich (55) eine kurze Beschreibung gegeben und will nunmehr von ihr eine ausführliche Beschreibung mit Abbildungen liefern.

Das einzige Thier wurde an der Nordwestküste Australiens in einer Tiefe von 60 Faden (über 100 m) gedredgt und ist dem Berliner zoologischen Museum übergeben worden. Es ist von ähnlicher Größe wie *Proneomenia sluiteri*: 9 cm lang, vorn etwa 5 mm dick und nach hinten stark verjüngt, vorn im Querschnitt rundlich, hinten von oben nach unten zusammengedrückt (Fig. 17). Die Färbung ist in konservirtem Zustande hellbräunlich. Die Unterseite zeigt dicht am Vorderende die schlitzförmige Mundöffnung und unweit dahinter eine mit einer Erweiterung beginnende mediane Furche (Fig. 18), die sich hinten bis zur Kloakenöffnung erstreckt und kurz vor dieser ausläuft.

Der Körper ist von einer etwa 0,33 mm starken Cuticula bekleidet, welche in radiärer Richtung von zahlreichen lang keulenförmigen Hypodermisfortsätzen durchzogen wird. Diese sind im Ganzen recht zellenarm; sie bestehen aus wenigen, langgezogenen, hellen Zellen mit spindelförmigen Kernen und nur ein ziemlich kurzer Endtheil unter der Oberfläche ist zu einem rundlichen Gebilde angeschwollen, das besonders im proximalen Theile von einem körnigen Protoplasma erfüllt ist und nur einen oder wenige basale Kerne enthält. Die nach außen geöffneten Fortsätze halte ich für degenerirt, die weiter im Innern der Cuticula endigenden für noch unfertig. Ventral sind solche Fortsätze nur spärlich entwickelt, auffallend häufig jedoch vorn in der Mundöffnung und deren Umgebung, wo sie wegen der schwächeren Cuticula viel dicker und kürzer sind. Eine Beziehung derselben zu den Kalkstacheln habe ich nicht beobachtet. Die letzteren haben zumeist die gewöhnliche spindelförmige Gestalt, an den Enden etwas abgerundet, und sind im Innern hohl; das distale Ende ist mehr zugespitzt als das proximale (Fig. 19). Diese Spicula, welche etwa eine Länge von 370 μ und einen Durchmesser von 18 μ haben, liegen hauptsächlich in schräger Richtung in der Cuticula, dorsal stecken einige radiär darin und ragen mit ihren Enden nach außen hervor.

Besondere Formen von Kalkspicula finden sich an den Einstülpungen, so an den Seiten der ventralen Längsrinne, der Mund- und Afteröffnung und dem dorsalen Sinnesorgan; in der Umgebung des letzterwähnten sind sie bedeutend kleiner und in der Regel ohne oder doch mit nur kleinem Hohlraum, innen mit einer etwas abgesetzten rundlichen Verdickung, außen zugespitzt, etwa 65 μ lang und 6 μ dick (Fig. 19*b*).

An der Afteröffnung und in zwei flachen Gruben daneben (Fig. 34) liegt eine große Menge von gleichfalls soliden Kalknadeln, deren distales abgestumpftes Ende hakenförmig umgebogen ist (Fig. 19*c*); sie sind etwa 100 μ lang und 6 μ dick. Ähnliche hakenförmige Spicula habe ich schon früher bei *Neomenia*- und *Proneomenia*-Arten beobachtet, bei denen sie vielleicht während der Kopulation eine Rolle als Haftorgane spielen.

Neben der ventralen Flimmerrinne findet sich jederseits ein Streifen, der aus zusammengedrückten, schwertförmigen Stacheln besteht (Fig. 19*a*); diese werden etwas über 200 μ lang und 14 μ breit, am inneren Ende griffartig verjüngt und abgerundet, am äußeren kurz zugespitzt.

An der Mundöffnung sind die Spicula von den gewöhnlichen nur durch geringere Größe verschieden, in Folge der schwächeren Cuticula.

Hinter der Mundöffnung liegt die Bauchgrube, an welche sich die ventrale Längsrinne anschließt (Fig. 18). Diese Grube erweitert sich nach den Seiten hin und ist nicht sehr tief, im vorderen Theile ohne Faltungen der Wände, dann aber tritt ein kurzer, zungenförmiger Fortsatz auf, der mit der Dorsalwand der Grube verwächst und an seiner Unterseite einige flache, vielleicht nur durch Kontraktion entstandene Fältchen zeigt. Erst beim Übergange der Grube in die Rinne bilden sich regelmäßige Längsfalten aus, und zwar zunächst außer den beiden die Cuticula abgrenzenden Fältchen fünf, eine mediane und je zwei seitliche, von denen aber die äußeren bald verschwinden. Die drei übrigen erhalten sich eine größere Strecke weit, indem die beiden seitlichen zunächst von der mittleren getrennt entspringen (Fig. 26), dann aber, während sie kleiner werden, sich derselben nähern und mit ihren Basaltheilen verschmelzen (Fig. 27), um schließlich zu verschwinden, so dass dann nur die mittelste Falte übrig bleibt. Sie bleibt in der Längsrinne bis zu ihrem Hinterende, welches zwar der Kloakenöffnung sehr nahe liegt, aber doch von ihr durch eine kurze Strecke getrennt ist, die von der äußeren stachelführenden Cuticula bekleidet wird, so dass auch hier die Flimmerrinne nicht mit der Kloake in Zusammenhang steht.

Die subepithelialen Drüsenmassen, welche in die vordere Bauchgrube und die Längsrinne ausmünden, sind, so viel ich erkennen kann, alle von derselben Art: körnig, von Hämatoxylin stark gefärbt und mit feinen Ausführungsgängen zwischen den Epithelzellen nach außen mündend. Es fehlt also hier eine vordere Mucusdrüse, wie sie bei *Neomenia* und auch bei mehreren *Proneomenia*-Arten vorkommt. Die Ausdehnung der drüsigen Masse ist vorn recht bedeutend, ohne sich indessen bis über den Vorderdarm auszudehnen, sie liegt unter diesem und reicht nur mit einem kleinen Theil eine Strecke weit neben diesem empor. Die in die Rinne mündenden Drüsenzellen bilden zwei Längsbänder, die über und seitwärts von der Rinne in der Nachbarschaft der ventralen Nervenstämme bis zum Hinterende verlaufen und kurz vor der Kloake endigen (Fig. 23—27 *gmp*).

Das hintere dorsale Sinnesorgan liegt über der Kloake und stellt sich als kleines Grübchen dar, das nur in der Mitte von dem etwa 14 μ hohen sensiblen Epithel bekleidet, ringsum von der Cuticula mit den schon erwähnten kleinen Kalkstacheln umgeben ist.

Der Hautmuskelschlauch ist sehr schwach, die äußere Ring- und die darauffolgenden Diagonalfaserschichten ringsum gleich, während die Längsmuskulatur von der Dorsalseite nach der Bauchrinne hin gleichmäßig an Stärke zunimmt, über dieser Rinne aber unterbrochen ist. Die letztere Schicht ist sehr deutlich durch die zahlreichen, von einem querfaltigen Bindegewebe umgebenen Faserzüge, durch welche der Darm an der Leibeswand befestigt wird, in viele mehr oder weniger schmale Bündel getheilt. Eine äußere Längsmuskelschicht, wie sie bei manchen anderen Arten neben der Bauchrinne vorkommt, fehlt hier. Unter dem Darm verläuft wie gewöhnlich eine Reihe querer Züge und zwischen den Ausbuchtungen des Mitteldarmes ziehen zur Bauchrinne mehr oder weniger schräge Transversalmuskelbündel, die in verschiedener Höhe an der Seitenwand des Körpers entspringen.

Das Nervensystem besteht aus dem Cerebralganglion (Fig. 20), welches über der Mundhöhle gelegen ist und deren Cirren innervirt, auch einige schwächere Nerven dorsal und ventral wahrscheinlich zu den Muskeln der Mundhöhle und des Vorderdarmes (Fig. 21) entsendet, ferner aus einem Paar ventraler und einem Paar lateraler Stränge, welche letzteren hinten über dem Darm durch eine Kommissur verbunden sind, endlich einem Paar von Buccalganglien (Fig. 22), welche über den vorderen Anschwellungen der Bauchstränge am Übergange der beiden Vorderdarmabschnitte in einander gelegen und durch eine ventrale Kommissur mit einander, so wie durch ein Paar Konnektive, eben so wie die Längsstränge, mit den Cerebralganglien verbunden sind.

Die Mundöffnung führt in eine ziemlich geräumige Höhle (Fig. 20), welche den von einer bewimperten Falte umzogenen hufeisenförmigen Cirrenapparat enthält. Die Cirren sind, wie bei einigen anderen großen Arten, in Bündeln angeordnet, welche mit einer gemeinsamen Basis von der Mundhöhlenwand entspringen. Die bewimperte Falte wird von einem kompakten Bindegewebe erfüllt, in welchem radiäre Muskelfasern überwiegen. Im Übrigen wird die Mundhöhle von einer ziemlich starken tangentialen Muskulatur umgeben und durch radiäre Züge an der oberen Körperwand befestigt, wodurch sie vorgestülpt und zurückgezogen werden kann. Der hintere Theil der Höhle hinter den Enden der bewimperten Falte öffnet sich nach oben in den weiten Vorderdarm (Fig. 21). Dieser reicht über die Mündung hinaus etwas nach vorn und bildet so einen kurzen Blindsack. Sein Epithel ist dorsal etwa 15 μ hoch, ungefähr in der Mitte der Zellen liegen die länglichen Kerne, an der Oberfläche eine 10 μ dicke Cuticula; diese wird an den Seiten schwächer und ventral ist das niedrige Epithel kaum merklich cuticularisirt. Hinter der Mündung nimmt der Vorderdarm einen rechteckigen Querschnitt an, etwa doppelt so breit wie hoch, und nähert sich allmählich der ventralen Körperwand. Darüber erscheint dann, durch eine starke Ringmuskulatur getrennt, eine zweite, vorn kurz blindsackförmige Höhlung; beide Hohlräume vereinigen sich alsdann mit einander (Fig. 22), worauf der ventrale bald verschwindet, während der andere sich sehr erweitert, so dass sein Hohlraum den Innenraum des Thieres bis auf ein ziemlich enges Hämocöl einnimmt (Fig. 24).

In seine Ventralseite münden alsdann durch ein paar enge Gänge die beiden schlauchförmigen Speicheldrüsen (Fig. 23), die sich von hier ziemlich dicht an einander gelegen nach hinten erstrecken (Fig. 24).

In einiger Entfernung hinter den Mündungen der Speicheldrüsen bildet sich in der ventralen Mitte ein kleiner Wulst, der sich dann theilt, und dazwischen erscheinen zwei Reihen langkegelförmiger, spitzer, etwas über 200 μ langer Zähnchen (Fig. 24). Diese stehen also an der Innenseite der beiden Wülste und ragen ziemlich senkrecht in den Hohlraum des Schlundes empor, vorn ohne eine Einsenkung zu bilden, wie es bei anderen Arten zu sein pflegt. Hinten biegt sich die Radula ventralwärts in eine kleine Scheide hinab, welche zwischen den Speicheldrüsen gelegen ist. Die Zahl der Zähnchen kann ich nicht genau angeben, es mögen jederseits etwa zwölf vorhanden sein. Hier sind also die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen nicht in Verbindung mit der Radula. Diese ist im Verhältnis zur Weite des Schlundes außerordentlich klein.

In das cuticularisirte Epithel des Schlundes zieht sich dorsal ein Streifen von Wimperepithel vom Mitteldarm her hinein; beide Theile des Darmes sind nicht durch Falten von einander getrennt, sondern der Schlund geht ohne deutliche Grenze in den Mitteldarm über, nur das verschiedene Epithel zeigt diese an und im Mitteldarm treten an den Seiten sogleich innere Falten auf, während der Schlund eine ziemlich glatte innere Oberfläche hat. Der dorsale Blindsack anderer Arten mag hier durch den nach vorn vorspringenden Flimmerstreifen angedeutet sein. Seitlich ist der Mitteldarm regelmäßig eingeschnürt, außerdem aber ist sein Epithel in zahlreiche, nach innen vorspringende, zum Theil verzweigte, bis etwa 0,8 mm lange Zotten gelegt, welche die secernirende Oberfläche vergrößern. Dorsal unter den Keimdrüsen und ventral sind breite Streifen von Flimmerepithel vorhanden. Im Innern des Darmes sind zahlreiche Kalkkörper von Alcyonarien vorhanden, welche letzteren demnach die Nahrung der Art bilden.

Hinten verengt sich der Darm allmählich, die Einschnürungen und weiterhin auch die Zotten hören auf (Fig. 28), so dass er hier eine glatte Oberfläche erhält, die mit starken Cilien besetzt ist. Schließlich endet er in der Kloake, die ihrerseits ventral kurz vor dem Hinterende ausmündet (Fig. 34). Hinter dem Pericardium ist in der dorsalen Wand, wahrscheinlich schon der Kloake, eine starke Falte (Fig. 33) vorhanden, unter deren Epithel weite Hohlräume bemerkbar sind; vielleicht ist die Falte von einer respiratorischen Bedeutung. Nach hinten verflacht sie sich und verschwindet schließlich.

Die wenig umfangreichen, schlauchförmigen Zwitterdrüsen liegen in ihrer gewöhnlichen Lage über dem Darm. Sie enthalten an ihrer Mittelwand Eier, an der Seitenwand Sperma. Durch zwei ziemlich enge Gänge hängen sie mit dem Pericardium zusammen. Dieses ist ein weiter Sack (Fig. 29), in welchem sich einige Eier vorfinden und daneben Sperma. Am Hinterende giebt das Pericardium die beiden Ausführungsgänge ab (Fig. 33), welche nach unten, dann nach vorn gerichtet sind. Hier nimmt jeder ein Büschel von etwa 13 engen Röhren auf, die am Ende blasenförmig erweitert und von reifem Sperma erfüllt sind (Fig. 28), so dass an ihrer Funktion als Receptacula seminis nicht zu zweifeln ist. Alsdann biegen die Gänge sich ventralwärts um und werden drüsig (Fig. 28—30); sie sind stark zusammengedrückt und jederseits vom Darm gelegen, sie verlaufen nach hinten und vereinigen sich erst unmittelbar vor ihrer Ausmündung in die Kloake, so dass sie fast ganz von einander getrennt sind.

Das Herz ist in ganzer Länge mit der Dorsalwand des Pericardiums verwachsen. Der Vorhof steht hinten zwischen den beiden Ausführungsgängen in Zusammenhang mit den weiten Vacuolen der Analgegend, insbesondere auch mit denen der dorsalen Kloakenfalte (Fig. 32, 33), so dass diese wohl eine respiratorische Bedeutung haben wird. Der Vorhof ist ziemlich kurz und besteht aus einem mittleren Theil und zwei faltenförmigen Verbreiterungen (Fig. 31), welche sich nach hinten bis in den nach hinten gerichteten Anfangstheil der Ausführungsgänge hineinziehen (Fig. 32, 33). Möglicherweise ist das Epithel dieser Seitenfalten exkretorisch und stellt somit eine Pericardialdrüse dar. Vorn zieht sich der Vorhof unter der Herzkammer hin (Fig. 30), um schließlich in diese auszumünden, welche sich nach vorn in das unregelmäßig begrenzte, zum Theil von Muskelzügen durchsetzte (Fig. 21) Dorsalgefäß fortsetzt. Dieses öffnet sich vorn in das von lockerem Bindegewebe erfüllte und von zahlreichen Muskelzügen durchsetzte Hämocöl, durch welches das Blut wieder nach hinten zurückkehrt. Die Blutzellen sind ei- bis spindelförmig, etwa 9 : 17 μ im Durchmesser (Fig. 35). Über dem Hinterende der Vorkammer liegen sie unter der Körperwand dicht gedrängt in einem Haufen zusammen (Fig. 32); vielleicht liegt hier eine Blutbildungsdrüse vor.

Von *Proneomenia sluiteri*, mit welcher unsere Art in der Größe einige Ähnlichkeit hat, unterscheidet sie sich besonders durch das Fehlen spiculatragender Fortsätze in der Cuticula, durch die viel schwächere Ausbildung der analen Hakengruben, die hier nur durch flache Eindrücke angedeutet sind, durch den sehr weiten Vorderdarm und die ganz verschiedene Radula, durch das Fehlen eines vorderen Mitteldarmfortsatzes, durch die Vielzahl der Receptacula seminis und die fast ganz getrennten Schenkel der Schalendrüse. Von *Proneomenia thulensis*, die mit ihr die Vielzahl der Receptacula seminis gemeinsam hat, ist sie durch bedeutendere Größe und die ganz andere Ausbildung des Vorderdarmes und der Radula verschieden.

Proneomenia sluiteri Hubrecht (Fig. 36—45).

Zunächst habe ich zu betonen, dass SIMROTH's Ansicht (43), die von KÜKENTHAL gesammelten und von HEUSCHER (22) beschriebenen Exemplare dürften einer von *Proneomenia sluiteri* verschiedenen Art: *langi* Simroth angehören, ungenügend begründet und zurückzuweisen ist.

Dass HUBRECHT die hinteren Kommissuren der Lateralnervenstränge nicht gesehen hat, beweist noch nicht deren Fehlen bei seinen Exemplaren, und wenn seine Zeichnung (23, Fig. 46) von der Form der Receptacula seminis richtig ist, so folgt schon aus der Verschiedenheit des rechten und linken und beider von der Abbildung HEUSCHER's (22, Fig. 22), dass diese Gebilde in der Form variabel sind. Das auffälligste Merkmal der Art sind jedenfalls die stark entwickelten abdominalen Stachelbündel, die in den mir vorliegenden Querschnitten durch ihr Vorderende genau der Abbildung HUBRECHT's (23, Fig. 32) entsprechen; die Radulazähne dürften nach den Abbildungen (vgl. 23, Fig. 18, und 22, Fig. 14) auch keinen Grund abgeben, zwei Arten aus einander zu halten. Auch sonst spricht kein ausreichender Grund für diese Ansicht SIMROTH's.

Berücksichtigt man das, so erhält man aus der Kombination der Beschreibungen HUBRECHT's und HEUSCHER's ein im Ganzen richtiges Bild von der Organisation der *Proneomenia sluiteri*, welches ich nur durch ein paar theils ergänzende, theils berichtigende Angaben modificiren möchte.

Trotz der übereinstimmenden Angaben HUBRECHT's und HEUSCHER's, dass die Spicula von Hypodermiserhebungen getragen werden, war ich noch nicht vollkommen überzeugt, dass hier doch nicht vielleicht optische Täuschung mitgespielt hat, weil ein derartiges Verhalten bisher von keiner anderen Art bekannt ist. Ich habe bei sorgfältigem Studium der Präparate jetzt meinen Zweifel aufgegeben und mich von der Richtigkeit der Angaben überzeugt (vgl. 22, Taf. XX, Fig. 2). Vermuthlich hängt dieses abweichende Verhalten damit zusammen, dass die Spicula im Verhältnis zur Stärke der Cuticula klein sind, daher würden sie ohne diese Fortsätze wohl nicht oder zu langsam über die innere Hälfte der Cuticula hinauskommen und zu früh den Zusammenhang mit den Mutterzellen verlieren, was möglicherweise ihre vorzeitige Auflösung zur Folge haben würde.

Diese Fortsätze reichen höchstens bis gegen die Mitte der Cuticula; von diesen längsten findet man alle Übergänge bis zu solchen, die über die Hypodermis kaum hervorragen. Sie werden von einigen langgezogenen Zellen mit länglichen Kernen gebildet. Im Grunde des Bechers, der das Ende des Kalkstachels umfasst, habe ich häufig einen flachen Zellkern bemerkt und halte es für wahrscheinlich, dass dieser Kern mit der dazu gehörenden Zelle allein den Stachel erzeugt, wie ja auch sonst in der Regel die Spicula von je einer Zelle abgeschieden werden.

Die äußere Hälfte der Cuticula wird von den keulenförmigen Hypodermisfortsätzen eingenommen, wie solche von allen Arten der Gattung *Proneomenia* bekannt sind. Als Besonderheit ist hervorzuheben, was auch HEUSCHER (22, p. 481) erwähnt hat, dass vom Ende dieser Fortsätze mehr oder weniger deutliche Fäden in unregelmäßig divergirender Richtung zur Oberfläche ziehen (Fig. 36); man kann sie wohl am besten mit Pseudopodien — etwa von Heliozoen — vergleichen.

Da etwas Ähnliches sonst kaum bekannt sein dürfte, so ist die Funktion dieser Fäden nicht völlig klar, indessen scheint mir nichts dagegen zu sprechen, dass sie eine Sinnesempfindung vermitteln, wie ich schon wiederholt diese Hypodermisfortsätze als Sinnesorgane in Anspruch genommen habe. Die Hohlräume über den Fortsätzen sind sicherlich erst durch Schrumpfung der letzteren entstanden; die Fortsätze sind zumeist nach außen abgeschlossen, und nur die äußersten, die vermuthlich als degenerirt anzusehen sind, öffnen sich nach außen. Eine drüsige Funktion kann ich den Fortsätzen eben so wenig zuertheilen, wie den Ästheten der Chitonen, denen sie morphologisch und physiologisch ähnlich sind.

Heuscher hat Bedenken an der sensiblen Funktion des knopfförmigen Organs, das hinten in der Mitte des Rückens gelegen ist; ich muss der Behauptung, dass das Epithel überall durch Cuticularsubstanz von der Außenwelt getrennt ist, widersprechen, habe vielmehr deutlich gesehen, dass in der Mitte der Höhlung ein nacktes Epithel vorhanden ist, welches sehr wohl eine Sinnesfunktion — vermuthlich als Geruchsorgan — haben kann. Das Epithel ist hier ziemlich hoch, mit spindelförmigen Kernen in den basalen Zellhälften; für weiteres Studium sind die Präparate nicht geeignet. Auf dem Rande des Bechers erhebt sich allmählich die Cuticula, auch hier von zahlreichen keulenförmigen Hypodermisfortsätzen durchzogen. Die Kalkstacheln auf dem Rande des Bechers sind nicht erhalten; nach den Hohlräumen zu schließen, dürften auch hier, wie bei anderen Arten, kleinere Spicula gestanden haben. Das Sinnesorgan wird durch einen Nerv versorgt, der von der hinteren der beiden Lateralkommissuren nach hinten verläuft, bis er sich in dem Knopfe zwischen den Muskeln auflöst. Ich sehe auch keinen Grund, warum die letzteren nicht in Stande sein sollen, das durch Blutdruck erhobene Organ wieder zurückzuziehen, wie bei anderen Arten.

Die ventrale Längsrinne mit ihren Drüsen und Falten ist von Hubrecht eingehend beschrieben. Es erscheint mir wichtig, dass nach den Querschnitten die Falten in der Grube und im vorderen Theile der Furche unregelmäßig und wahrscheinlich nicht durchaus konstant sind; es sind zunächst elf Fältchen verschiedener Größe vorhanden, die sich bis auf drei reduciren, von denen aber jede noch Einschnitte erkennen lässt. Dann erhebt sich der Boden der Rinne zu einem wiederum mehrfach getheilten Wulst, der Anfangs niedrig und breit, weiterhin höher und schmäler ist, und nun erst jenes Aussehen erhält, das Hubrecht (23, Fig. 24) abgebildet hat.

Es ist hier also sehr klar, dass diese Falte, deren Äquivalent bei so vielen Arten beschrieben ist, sich — wenigstens im vorderen Theile — aus mehrfachen Faltungen herausgebildet hat.

Bis zur Kante der Falte, welche die Cuticula jederseits gegen die Flimmerrinne abgrenzt, münden die Zellen der »hinteren Bauchdrüse« mit ihren feinen Ausführungsgängen zwischen den Epithelzellen nach außen.

Was HUBRECHT »anterior footgland« genannt hat, dürfte die Gesammtheit der in die vordere Grube ausmündenden Drüsen sein; HEUSCHER meint, dass sie aus denselben Elementen bestehe, wie die hintere Fußdrüse. Wie bei *Proneomenia thulensis* und besonders bei *Neomenia*-Arten ist auch hier eine Mucusdrüse vorhanden, die in den vordersten Theil der Bauchgrube ausmündet (Fig. 39). Ihre Zellen sind weniger stark gefärbt, ihr Inhalt nicht tropfenförmig, die Ausführungsgänge weiter als bei der hinteren Fußdrüse, die sich an die Mucusdrüse anschließt und in den hinteren Theil der Grube, so wie die Rinne ausmündet. Die hintere Erweiterung der Bauchrinne mit der dazu gehörenden Drüse, deren Elemente durch ihre Kleinheit sich von denen der hinteren Bauchdrüse deutlich unterscheiden, dürfte auch ein besonderes Artmerkmal sein, das wahrscheinlich zu den großen Stachelbündeln in einer Beziehung steht. Das Sekret scheint ziemlich zäh zu sein und ist vielleicht klebrig, eine Eigenschaft, die in geringerem Grade wohl auch der »hinteren Bauchdrüse« zukommen wird.

Während diese Drüsen vollkommen mit den Sohlen- und Byssusdrüsen der Mollusken nach Lage und Beschaffenheit übereinstimmen, sind merkwürdigerweise die beiden präanalen Stachelbündel der *Proneomenia sluiteri* von HUBRECHT für »eine Byssusdrüse von sehr primitivem Bau« (23, p. 11) gehalten worden, was meines Erachtens nur durch völlige Unkenntnis vom Wesen der Byssusdrüsen erklärbar ist, denn wenn auch die Stacheln in den Schnitten entkalkt sind, so ist doch nicht die geringste Ähnlichkeit mit dem Byssussekret vorhanden. HEUSCHER hat denn auch bereits nachgewiesen, dass in den Gruben lange Kalkstacheln enthalten sind, allerdings sind die von ihm zum Vergleich erwähnten großen Kloakenspicula von *Proneomenia vagans* verschieden, ich habe sowohl bei dieser Art als auch bei *Proneomenia australis* das Homologon dieser Organe in Form von Bündeln kleiner Stacheln oder Haken in der Kloakengegend und ganz ähnliche Organe auch bei *Neomenia*-Arten aufgefunden, doch habe ich noch nirgends eine so starke Ausbildung derselben gesehen wie bei *Proneomenia sluiteri*. Rein morphologisch haben sie Ähnlichkeit mit den Stachelbündeln, die sich auf dem Notäum vieler Chitoniden (*Acanthochites* etc.) finden, können auch mit den Borstenbündeln von Polychäten verglichen werden. Die Querschnitte durch die vorderen Enden sehe ich ganz entsprechend der Fig. 32 HUBRECHT's; zur Ergänzung habe ich in Fig. 44 einen Querschnitt kurz vor der Kloake dargestellt, welcher die Bündel nahe ihren hinteren Enden getroffen hat. Sie liegen hier in einer Erweiterung der Bauchfurche jederseits von der medianen Falte, getrennt von der äußeren Cuticula; ihre äußersten Enden aber kommen zur Berührung mit dem Rande der Cuticula, am vorderen Rande der Kloakenöffnung, wo die äußere Geschlechtsöffnung mit ihren wulstigen Rändern sich zwischen Enddarm und Cuticula vorschiebt.

HEUSCHER hat von einem Längsschnitt durch das innere Ende eines dieser Stachelbündel eine Zeichnung gemacht, die aber etwas undeutlich ausgefallen ist (22, Fig. 6). Die entsprechenden Schnitte ergeben allerdings auch nicht viel mehr, jedenfalls kann ich danach nicht entscheiden, ob jeder Stachel von einer einzigen Zelle erzeugt wird; zuweilen schien ein Stachel durch einen feinen Faden mit einer Epithelzelle verbunden zu sein, doch war das nicht genügend klar. Jedenfalls aber erreichen nicht alle Spicula den Grund der Höhlung und werden daher zum Theil von stufenförmigen Vorsprüngen der Seitenwand erzeugt. Die Hohlräume in den jüngeren, noch unvollendeten Stacheln werden von einem Faden einer der Cuticula ähnlichen Substanz erfüllt.

Unter der Hypodermis liegt zunächst eine Ringmuskelschicht, darauf folgen zwei gekreuzte Diagonalfaserschichten und zu innerst die Längsmuskulatur, welche durch zahlreiche Transversalbündel theils zum Darmtractus, theils zur Bauchrinne in einzelne Bündel getheilt wird. Neben dieser Rinne springt jederseits eine spitze Kante — außerhalb von jenen Fältchen, welche die Cuticula abgrenzen — vor, welche von einer Längsmuskelmasse eingenommen wird. Diese liegt in der Hauptsache außerhalb von der Ringmuskulatur, während die inneren Längsmuskeln sich bis zu den Bauchdrüsen erstrecken.

Über der Bauchrinne ist die Längsmuskulatur unterbrochen; in frontalen Längsschnitten sieht man über der Falte undeutliche Bündel von Ringmuskeln, darüber schräge Züge, die von hier nach vorn und den Seiten ziehen, dazwischen die Zellen der hinteren Bauchdrüse. Über dem ventralen Blutraum folgen die queren Züge, die als Träger des Darmes funktioniren; die Bezeichnung als »Septum« ist nur missverständlich und sollte lieber durch »ventrale Quermuskeln« ersetzt werden.

Die vom oberen Schlundganglion ausgehenden Nerven, die in drei Paaren vorhanden sind, innerviren wie gewöhnlich hauptsächlich die Cirren der Mundhöhle, daneben vielleicht auch die Muskulatur, welche die Mundhöhle umgiebt. Mehr außerhalb liegen starke Nerven, die von den vorderen Anschwellungen der Seitenstränge ausgehen und die Leibeswand, vielleicht auch die Transversalmuskeln zur Mundhöhle, innerviren.

Von den Seiten des oberen Schlundganglions gehen ferner ab die Lateralstränge, die wie gewöhnlich neben dem Cerebralganglion eine Anschwellung haben, von der die erwähnten Nerven ausgehen, ferner mehr ventral die Konnektive zu den Bauchsträngen und zu den Buccalganglien. Dass Heuscher außer der ersten Kommissur zwischen den vorderen Anschwellungen der Bauchstränge im vorderen Theile des Thieres weiter keine Kommissuren gesehen hat, beweist nicht, dass solche nicht vorhanden sind; vor Allem hört die vollständige Querschnittserie unweit hinter den vorderen Bauchganglien auf und in Schnitten aus einem hinteren Körpertheile habe ich gelegentlich eine unter dem ventralen Blutraum verlaufende Kommissur verfolgt, daher dürften solche nicht bloß im hinteren Körperende, sondern auch weiter vorn vorhanden sein. Über die Konnektive zu den Lateralsträngen bin ich nicht klar geworden, halte ihr Vorkommen indessen für nicht unwahrscheinlich; mit Sicherheit beobachtet habe ich das hinterste Konnektiv, welches zugleich mit der letzten Kommissur von der Endanschwellung des Bauchstranges abgeht und innerhalb von den beiden Schenkeln der Schalendrüse, unmittelbar vor deren Vereinigung, im Bogen nach hinten zieht und sich mit der vorderen von den beiden Endanschwellungen des Seitenstranges vereinigt.

Von dieser Anschwellung geht eine starke Verbindung über dem Enddarm hinweg zur Anschwellung der anderen Seite; das ist zweifellos die Kommissur, welche der bei anderen Arten vorkommenden entspricht. Außer ihr hat Heuscher richtig eine noch weiter hinten gelegene dorsale Verbindung der Lateralstränge beschrieben; diese ist sicherlich sekundärer Art und zwar ist sie dadurch entstanden, dass von jeder der Endanschwellungen der Lateralstränge ursprünglich ein Nerv zum hinteren dorsalen Sinnesorgan ausging und sich diese beiden Nerven mit ihren Enden vereinigten; so bilden sie über dem Darmende einen Bogen, von dessen Mitte der Nerv nach hinten zum Sinnesorgan abgeht.

Die Nerven von den Lateralsträngen, vielleicht auch die Konnektive zu den Bauchsträngen, sind, wie ich aus Frontalschnitten ersehe, regelmäßig angeordnet und zwar so, dass sie unter den Falten zweiter Ordnung, die in das Lumen des Mitteldarmes vorspringen, verlaufen.

Die Endanschwellungen der Lateralstränge innerviren außer dem dorsalen Sinnesorgan, wie ich so eben angegeben, vor Allem die hintere Leibeswand mit der an der Kloakenöffnung befindlichen Muskulatur. Außerdem habe ich von den hinteren Theilen der Lateralstränge nach innen gerichtete Nerven abtreten gesehen, die jedenfalls die Muskeln versorgen, durch welche Kloakengänge, Enddarm und Pericardium umgeben und getragen werden (Fig. 45).

Der Darmkanal ist im Ganzen richtig beschrieben, ich will nur bemerken, dass sagittale Längsschnitte durch die Mundöffnung ganz der Fig. 12 Hubrecht's entsprechen, ich habe die Einzelheiten in Fig. 38 und 39 dargestellt. Die erstere Abbildung zeigt die Organe der sogenannten Mundhöhle, nämlich die unbewimperten Cirren, welche zwischen den äußeren »Mundleisten« und den inneren »Mundfalten« eingezogen sind. Dass diese von einem Wimperepithel bekleideten Falten, wie Heuscher angegeben hat (vgl. 22, Fig. 10), große Hohlräume enthalten, die fast ausschließlich von Blut erfüllt sind, kann ich nicht bestätigen, zwar finden sich, besonders in der inneren, zahlreiche Zellen zwischen den zum Rande ausstrahlenden Muskelfasern, doch nehmen die letzteren so viel Raum ein, besonders in der äußeren, dass mindestens das von Heuscher gezeichnete Bild als unzutreffend bezeichnet werden muss. Das Blut mag hier mehr zur Schwellung als zur Athmung dienen, worauf wenigstens der Umstand hindeutet, dass nicht die äußere, sondern die innere Falte wesentlich mehr Zellen enthält; übrigens sind die letzteren so klein, dass mir ihre Identität mit Blutkörperchen noch keineswegs sicher erscheint. Auch ventral ist die Mundhöhle (Fig. 39 *mh*) angedeutet, doch ohne die genannten Sinnesorgane, die im Ganzen ein hufeisenförmiges Organ bilden, indem sie die eigentliche Mundöffnung, welche durch die Falte umgeben wird, nur oben und seitlich umziehen. Innerhalb von dieser Falte ist ein weiter, aber sehr flacher Raum (*ph*) vorhanden, den ich früher als »Pharynx« bezeichnet habe; von diesem wird der größere und hintere Theil des Vorderdarmes (*oe*) durch eine starke Einschnürung getrennt. Darunter liegt eine starke Ringmuskulatur.

In diesem Theile des Vorderdarmes findet sich die Radula (Fig. 39 *r*). Heuscher hat diese in einem Längsschnitt abgebildet

(22, Fig. 13), wobei nur zu bemerken ist, dass die Radulascheide nur halb so lang ist, indem sie durch eine Falte von dem eingezogenen Theile des Ösophagusepithels abgegrenzt wird, wie meine (allerdings etwas kleine) Zeichnung erkennen lässt.

Ich hatte gehofft, bei dieser Art etwas Näheres über die Beschaffenheit der Radula herauszubringen, doch sind die Schnitte hierfür zu dick. Besonders wichtig erscheint mir die Frage, ob eine einheitliche Grundmembran vorhanden ist, wie HUBRECHT und HEUSCHER annehmen, oder ob, wie ich es bei anderen *Proneomenia*-Arten gefunden habe, die Zähnchen ohne solche Membran dem Epithel direkt aufsitzen. Diese Frage muss ich nach dem in Fig. 41 dargestellten Schnitte in letzterem Sinne beantworten, man sieht unter jedem Zähnchen das Epithel eine kleine Erhebung bilden, was schon gegen das Vorhandensein einer einheitlichen Membran spricht, die Zähnchen stehen mit ihren Basen dicht an einander, doch kann man bis zum Epithel herab die Grenzlinien verfolgen. Die hinter einander stehenden scheinen noch inniger zusammenzuschließen, indem der gewölbte Hinterrand, der an einer Seite einen spitzen, gekrümmten Fortsatz trägt, sich dem hohlen Vorderrande des nächsten Zahnes unmittelbar anlegt. Ob hier eine Verschmelzung der Ränder stattfindet, kann ich nicht sicher entscheiden, halte aber nach den Bildern, welche die Präparate liefern, eine solche Annahme für nicht unwahrscheinlich (Fig. 42); dann würde jede Längsreihe ein zusammenhängendes Band darstellen.

Die Abbildungen von HUBRECHT (23, Fig. 21) und HEUSCHER (22, Fig. 14) dürften, in so weit sie eine Grundmembran darstellen, theils auf zu dicke Schnitte, theils aber wohl auch auf die Voraussetzung gegründet sein, dass hier wie bei Mollusken eine Grundmembran existiren müsse. Die Längsschnitte, welche dieser Figur HEUSCHER's zu Grunde liegen, sind viel zu dick, um ein einigermaßen klares Bild zu liefern, so dass man daraus nichts Gewisses über die Anlage der Zähnchen am Ende der Scheide entnehmen kann.

Im Epithel der Speicheldrüsen, welche vor der Radula ausmünden, habe ich außer den basalen, runden Kernen der Drüsenzellen spindelige Kerne in den äußeren Zellhälften wahrgenommen, welche zu Stützzellen gehören.

Mittel- und Enddarm sind zur Genüge bekannt; die Darmfalten erster Ordnung mit der in ihnen enthaltenen Transversalmuskulatur kann man als Grenzen der Segmente ansehen, in welche der Körper der *Proneomenia* getheilt ist. Es ist nicht uninteressant, dass zwischen den ventralwärts konvergirenden Transversalmuskelbündeln sich ein ziemlich dichtes Netz einzelner Querfasern findet (Fig. 43), welche sich wohl meist von den Bündeln abgelöst und eine andere Richtung angenommen haben. Zwischen ihnen bilden die Darmtaschen flache Ausstülpungen, welche viel Ähnlichkeit mit Leberacini von Mollusken zeigen.

Über die Geschlechtsorgane habe ich auch nichts Wesentliches dem hinzuzufügen, was besonders von HEUSCHER darüber angegeben ist. Auch die Falten, welche die Eier tragen, sind in der Hauptsache den Darmfalten entsprechend und sie ragen in die Falten erster Ordnung etwas hinein, was in Frontalschnitten durch diese Gegend ziemlich auffällig ist. Ich muss nur bestreiten, dass im inneren Theile der Ausführungsgänge Drüsenzellen im Epithel vorkommen; die »schleimig-faserige Masse«, welche HEUSCHER für deren Sekret hielt, wird nur durch die verklebten Cilien der Wimperzellen gebildet.

Aus den vorhandenen Frontalschnitten geht, wie HEUSCHER bemerkt hat, sehr klar hervor, dass die Receptacula seminis einfache, stark geschlängelte Gänge sind; es erscheint mir nicht unmöglich, dass HUBRECHT nur durch die Querschnittsbilder getäuscht, diese Receptacula als netzförmig verzweigt dargestellt hat, andernfalls müsste man annehmen, dass ihre Form stark variabel ist. Das Drüsenepithel, welches diese Organe auskleidet, hat HEUSCHER ganz gut dargestellt, es enthält keine Stützzellen und ist dem sehr ähnlich, das ich früher aus den vorderen Blindsäcken an den Kloakengängen von *Myzomenia banyulensis* (52, Fig. 141) dargestellt habe, auch dem in den Receptakeln von *Proneomenia thulensis*.

In der Schalendrüse lässt sich unschwer erkennen, dass wie bei anderen Solenogastren zwischen den Drüsenzellen Stützzellen vorhanden sind, deren spindelförmige Kerne etwas unter der Oberflächenschicht liegen, welche letztere durch stärkere Erfüllung mit Sekrettröpfchen sich meistens deutlich absetzt (vgl. 23, Fig. 52 und 22, Fig. 27).

Das Herz ist nicht nur in ganzer Länge mit der dorsalen Pericardialwand verwachsen, sondern auch weit offen, während bei *Neomenia* das Herz zum größten Theile frei im Pericardium hängt (52, Fig. 29, 30, 39); HEUSCHER hat (22, Fig. 9) einen Querschnitt abgebildet, welcher dieses Verhalten erkennen lässt. Der untere Theil (in HEUSCHER's Figur mit *muh* bezeichnet) ist als Vorhof anzusehen; seine seitlichen Falten setzen sich nach hinten in die Ausführungsgänge fort (23, Fig. 32 *ve*). Ähnliche krausenartige Einfaltungen der Pericardialwand, wie die, welche in HEUSCHER's Figur seitwärts über dem Vorhof sichtbar sind, erstrecken sich auch an der Hinter- und Ventralseite des Pericardiums herab; sie mögen dazu dienen das Blut aus der Umgebung des Enddarmes dem Herzen zuzuführen.

Neomenia carinata Tullberg.

Was ich WIRÉN's Beschreibung (65) von dieser Art hinzufügen will, ist das Folgende. Das untersuchte Thier hatte eine Länge von 10 mm; es war demnach jedenfalls noch nicht ganz ausgewachsen, da die Art 30 mm Länge erreichen soll. Das scheint mir darum bemerkenswerth zu sein, weil die Keimdrüsen männliche Elemente enthalten und WIRÉN die Ansicht ausgesprochen hat, dass *Neomenia* proterandrischer Hermaphrodit sein dürfte, eine Ansicht, die höchstwahrscheinlich richtig ist, denn ich habe einerseits bei dem Exemplar von *Neomenia grandis*, das mir vorgelegen hat, in der mit Eiern erfüllten Keimdrüse einige Spermamutterzellen gefunden (52, p. 239), andererseits bei dieser *Neomenia carinata* streckenweise größere rundliche Zellen von verschiedener Größe, die jedenfalls junge Eier sind, zwischen den in Entwicklung begriffenen Samenelementen gefunden, so dass an der Zwittrigkeit kaum noch ein Zweifel bestehen kann: es mag nur noch fraglich erscheinen, ob das Überwiegen der männlichen oder der weiblichen Elemente das frühere Stadium darstellt, und da ist eben der Umstand von Bedeutung, dass die kleineren Thiere Sperma erzeugen — auch hat WIRÉN einen Grund angegeben, der auf das Verhalten der Ausführungsgänge gegründet ist, dass nämlich die der weiblichen Thiere weitere Differenzirungen zeigen als die der männlichen. Übrigens hat auch PRUVOT schon eine solche Ansicht bezüglich anderer Solenogastren ausgesprochen.

Über die Körperbedeckung und die Bauchdrüsen ist im Ganzen nichts Wesentliches zu bemerken; WIRÉN hatte indessen behauptet, dass das bei Solenogastren verbreitete hintere Sinnesorgan der Gattung *Neomenia* fehle, während ich es bei *Neomenia grandis* gefunden und beschrieben habe als eine kleine Grube am Hinterende des Rückenkiels. Hierdurch auf die Stelle aufmerksam gemacht, wo es zu suchen ist, habe ich dasselbe auch bei *Neomenia carinata* in den Querschnitten durch das Hinterende aufgefunden. Hier ist eine mediane Furche wahrzunehmen, die bis zur Mitte des etwas abgestutzten Hinterendes hinaufzieht, und hier am Ende dieser Furche finde ich das Epithel ähnlich wie in der Grube von *Neomenia grandis*, nicht von der starken, spiculaführenden Cuticula überzogen, aus gleichartigen Zellen von

20 μ Höhe bestehend, darunter im Bindegewebe ziemlich starke Nerven (Fig. 46). Nach vorn hin bildet das Organ ein unbedeutendes Blindsäckchen.

Bezüglich der »fingerförmigen Drüsen« WIRÉN's, die vor der Kloake gelegen sind, kann ich meine Vermuthung, dass hier wie bei *Neomenia grandis* Kalkspicula vorliegen, durchaus bestätigen, kann aber auch hier über die besondere Form derselben nichts angeben, da ich nur Querschnitte untersucht habe. Diese beiden Stachelbündel liegen beiderseits neben dem hintersten Theile der Bauchfurche, von dieser durch je einen wulstförmigen Vorsprung geschieden (Fig. 47).

Erwähnt sei auch, dass, wie Fig. 47 zeigt, unmittelbar vor der Kloakenöffnung keine wimpernde Bauchfurche mehr vorhanden ist, sondern nur eine mediane, von der Cuticula mit Stacheln ausgekleidete Rinne; man kann daher nicht behaupten, dass die wimpernde Bauchfurche sich bis in die Kloake hineinzieht, wie es WIRÉN gethan hat.

Von der Muskulatur sei nur hervorgehoben, dass dorsal zwischen Keimdrüsen und Hautmuskelschlauch wie bei *Neomenia grandis* zwei Längsmuskeln verlaufen (Fig. 48), oder wahrscheinlich ein in der Mitte verdünnter bandförmiger Muskel. Das Nervensystem finde ich von dem der Neapeler Art nicht wesentlich verschieden. Das obere Schlundganglion zeigt hinten in den ein wenig schrägen Querschnitten eine Andeutung einer Zweitheilung. Von ihm gehen jederseits außer den Nerven zu den Mundcirren zwei Konnektive ab, die zunächst dicht an einander gelagert sind, so dass es manchmal schwer ist, beide als getrennte Nervenzüge zu erkennen. Das eine dieser Konnektive geht zum vorderen Seitenganglion, einer Anschwellung des Lateralstranges; von diesem Ganglion habe ich ganz wie bei *Neomenia grandis* einen nach vorn gerichteten Nerv und einen ventralen beobachtet; beide dürften die Umgebung des Mundeinganges innerviren, der eine den vorderen, der andere den seitlichen Theil desselben. Das erste Konnektiv zum vorderen Bauchganglion entspringt, so viel ich gesehen habe, nicht vom vorderen Seitenganglion, sondern von einer etwas weiter rückwärts gelegenen Anschwellung des Seitenstranges. Das andere Konnektiv vom oberen Schlundganglion verläuft in der Nähe des Lateralstranges, etwas median und dorsal von diesem, und geht zu einem Ganglionknoten (Fig. 49), der das Buccalganglion darstellt und in den Querschnitten ungefähr mit dem vorderen Bauchganglion gleichzeitig getroffen ist. Was WIRÉN mit dem Ausdruck des Zweifels als Buccalganglion — oder wie er es nennt: Sublingualganglion — bezeichnet hat, sind die vorderen Bauchganglien. Diese sind durch zwei (oder drei, das ist mir nicht ganz klar geworden) Kommissuren unter einander verbunden; diese Kommissuren verlaufen über einem Blutsinus, der nachher aufhört, und dadurch sind sie von den folgenden Kommissuren verschieden, die unter dem ventralen Sinus gelegen sind.

Der Vorderdarm ist von dem der *Neomenia grandis* ziemlich verschieden, besonders dadurch, dass sein vorderer Abschnitt ventral offen ist (vgl. 65, Taf. III, Fig. 4, 7). Die »Schlundleisten«, welche den Spalt begrenzen, verwachsen erst da, wo der Hohlraum dorsalwärts in den hinteren Theil des Vorderdarmes übergeht, mit einander, jedoch so, dass eine Falte sich von jeder derselben noch eine Strecke weiter verfolgen lässt. Diese Falten sitzen einem zungenförmigen Fortsatz an, doch ohne sein Hinterende zu erreichen, der sich bis in den verengten Endtheil des Vorderdarmes erstreckt.

Der hintere Abschnitt des Vorderdarmes ist weit und kurz, vorn und hinten durch starke Ringmuskulatur umgeben und eingeschnürt; der vordere Ringmuskel wird auch hier, wie bei *Neomenia grandis* von den Ausführungsgängen von Speicheldrüsenzellen durchsetzt, welche dem Muskel außen anliegen. Diese sind hier nicht so stark entwickelt, wie bei der anderen Art, daher sind sie von WIRÉN übersehen worden. An den hinteren Ringmuskel, der den Vorderdarm vom Mitteldarm scheidet, schließt sich an seiner Rückseite ein sehr lacunenreiches, lockeres, wahrscheinlich schwellbares Gewebe. Dass diese Abschnitte des Vorderdarmes ventral weiter rückwärts liegen, ist vermuthlich nur eine Folge davon, dass sie durch die Retractoren tiefer eingezogen werden; das Bild, welches sie in vorgestrecktem Zustande gewähren, würde wahrscheinlich nicht unwesentlich verschieden ausfallen.

Um den Vorderdarm herum bildet das Bindegewebe ein ziemlich dichtes Netzwerk, in welchem besonders unter der Leibeswand sehr zahlreiche Chloragogenzellen gelegen sind, welche fast wie ein parenchymatöses Gewebe erscheinen.

Schließlich möchte ich hervorheben, dass der weite Hohlraum zwischen Vagina und ventraler Leibeswand einerseits und den Ausführungsgängen der Keimdrüsen und dem Darm andererseits keine Blutzellen enthält, demnach offenbar vom Hämocöl völlig abgeschlossen ist. Es sind in ihm nur stellenweise kleine Tröpfchen wahrzunehmen. Die an diesen Raum angrenzenden Gewebe zeigen größtentheils eine deutliche endotheliale Grenzschicht, wie ich es schon von *Neomenia grandis* (52, p. 243, 244) angegeben habe.

So ist also auch für die typische Art der Gattung *Neomenia* sowohl ein hinteres Sinnesorgan, als auch das Vorkommen subepithelialer Schlunddrüsen erwiesen, auch bei ihr läuft die ventrale Flimmerrinne nicht bis in die Kloake hinein.

Danach sind die Unterscheidungsmerkmale von *Neomenia grandis* besonders diese: geringere Größe, andere Form des hinteren Sinnesorgans, die weniger deutliche hintere Grenze der Flimmerrinne, die verschiedene Form des Vorderdarmes, der bei *Neomenia grandis* länger, ventral geschlossen, mit besser entwickelten Drüsen und einem dorsalen Wulst versehen ist, endlich die geographische Verbreitung an den norwegischen und englischen Küsten.

Chaetoderma nitidulum Lovén.

Wenngleich WIRÉN's Darstellung (65) die Organisation dieser Art im Ganzen richtig erkennen lässt, so giebt es doch einige Punkte, in welchen diese Angaben berichtigt und ergänzt werden müssen, namentlich wenn es sich um einen Vergleich mit anderen Solenogastren handelt. Besonders wichtig scheint mir die Frage zu sein, welchen Theilen anderer Formen Mundblase und Mundschild homolog sind und wie die großen Gehirnlappen aufgefasst werden müssen.

Die Querschnitte durch ein Exemplar der Göttinger zoologischen Sammlung, das ich mit Erlaubnis des Herrn Geheimrath EHLERS untersucht habe, haben mir im Ganzen über einige Fragen, die ich nach WIRÉN's Beschreibung nicht entscheiden konnte, Klarheit verschafft.

Um die ausstülpbare »Mundblase« herum liegen gangliöse Zellmassen, welche durchaus denen ähnlich sind, die bei anderen Solenogastren die »Mundhöhle« umgeben (Fig. 50 *mg*). Obwohl die Mundblase viel einfacher ist als die Mundhöhle mit ihrem mehr oder weniger stark entwickelten Cirrenapparat, bin ich doch jetzt überzeugt, dass nur sie allein der Mundhöhle anderer Gattungen homolog ist, indem der Cirrenapparat der Rückbildung anheimgefallen ist. Ihre Nerven gehen nach kurzem Verlaufe zu zwei Ganglienknoten, welche den mittelsten Theil der vorderen Gehirnlappen bilden.

Die übrigen Gehirnlappen innerviren den »Mundschild«, die flache, von einer kräftigen Cuticula bekleidete Umgebung der Mundöffnung. Dieser Mundschild ist sicherlich eine besondere Erwerbung von *Chaetoderma*, ein Tastorgan, das in Verbindung mit der grabenden Lebensweise zu bringen ist. Er ist der Umgebung des Mundes anderer Solenogastren homolog zu setzen. Diese wird hauptsächlich von den vorderen Anschwellungen der Lateralstränge innervirt; diesen Anschwellungen ist sicher der größte Theil der reich gelappten Ganglienknoten homolog zu setzen, welche bei *Chaetoderma* den Mundschild innerviren und von denen sowohl die Lateralstränge als auch die Konnektive zu den Ventralsträngen abgehen (Fig. 51 *cp*).

Wirén beschreibt an diesen Ganglienmassen eigenthümliche »blasse Zellen« (vgl. 65^{II}, Taf. V, Fig. 5 *Gb* und Taf. VII, Fig. 4 *Gb* und *bz*), große rundliche Elemente, die er für nervös hält. Schon diese Abbildungen machten es mir wahrscheinlich, dass es sich hier nicht um nervöse, sondern um drüsige Zellen handelt, und meine Präparate haben das vollkommen bestätigt. Bei Hämatoxylinfärbung ist es auf den ersten Blick klar, dass man es hier mit Drüsenzellen zu thun hat. Dieselben liegen über den Ganglien der Mundblase, dann über dem Schlunde, vor den Cerebralganglien und endlich weiter hinten neben und unter dem Schlunde (Fig. 50); ihre Ausdehnung entspricht vollkommen der des Mundschildes und in dieses, besonders in der Nähe des Randes, münden ihre Ausführungsgänge. Wenngleich diese Drüsenmasse nach Lage und Färbung eine gewisse Ähnlichkeit mit den vorderen Bauchdrüsen anderer Solenogastren hat, so halte ich sie doch nicht für ein Homologon derselben, da sie doch etwas weiter vorn liegen und nicht in die vordere Bauchgrube ausmünden, sondern in den sonst fehlenden Mundschild.

Hierbei sei bemerkt, dass ich für das Äquivalent der vorderen Bauchgrube anderer Gattungen jene Einziehung halte, die zwischen den vorderen Bauchganglien gelegen ist (Fig. 52 *g*). Es fehlen hier allerdings die sonst vorhandenen subepithelialen Drüsenmassen und die Grube setzt sich nicht nach hinten in eine mediane Rinne fort, die bei *Chaetoderma* bekanntlich fehlt. Wie auch sonst kann diese Grube durch Muskelkontraktion eingezogen und wieder ausgeglichen werden.

Die eigentlichen Cerebralganglien (Fig. 52 *gc*) entsenden die Konnektive zu den Buccalganglien (*bc*); die seitlich von jenen gelegenen Ganglienmassen, welche den Mundschild innerviren, sind, wie ich nochmals betone, den vorderen Seitenganglien anderer Solenogastren homolog und die vorderen Theile, welche die kleine Mundhöhle versorgen, den ganglіösen Anfängen der Cirrennerven.

Der plötzlich erweiterte Abschnitt des Vorderdarmes, der die Radula enthält, entspricht dem hinteren Abschnitt anderer Solenogastren; der ganze Vorderdarm ist hier recht eng, aber wahrscheinlich ziemlich erweiterungsfähig.

Die Schlunddrüsen sind ziemlich schwach entwickelt und zwar sind sie subepitheliale Zellen derselben Art wie bei *Neomenia*. Außer den ziemlich kleinzelligen Radulaknorpeln, die jederseits von dem Zahn eine zusammenhängende Zellmasse bilden, finden sich einige ziemlich große, helle, großkernige Zellen (Fig. 53), welche WIRÉN, wie es scheint, irrthümlich für Ganglienzellen gehalten hat[1]. Außerdem sind vor dem Radulaapparat unter dem Schlunde rundliche Haufen heller Zellen vorhanden (Fig. 52), welche ich auch nur für bindegewebiger Art halten kann, obwohl sie kleinen Ganglien ziemlich ähnlich sehen; Nerven stehen, so viel ich erkennen kann, mit ihnen nicht in Verbindung. Das Schlundepithel ist von einer eigenthümlich lockeren Cuticula bekleidet, wie ich sie auch bei anderen Thieren gelegentlich angetroffen habe, nicht mit Cilien besetzt, wie es WIRÉN darstellt.

Das Hämocöl ist im größten Theil des Körpers hauptsächlich durch den sehr großen Ventralsinus dargestellt, da zwischen Darm, Keimdrüse und Leibeswand sonst nur ein ganz enger Raum übrig bleibt, der aber zwischen den Hinterenden der Keimdrüse und der Mitteldarmdrüse und den Vorderenden der »Kloakengänge« ringförmig erweitert ist; hier endet der Ventralsinus. Hier am Ende der Mitteldarmdrüse ist eine dissepimentähnliche Muskulatur vorhanden, welche offenbar zur Befestigung dieser Drüse dient.

---

[1] Ganz neuerdings hat KOWALEVSKY (26) von zwei interessanten »*Chaetoderma*«-Arten aus dem Marmara-Meer die Mundtheile beschrieben. Ich kann mir leider von der Lagerung der Zähne und der Bedeutung des zangenförmigen Organs bei *Ch. gutturosum* kein klares Bild machen, jedenfalls aber sind diese Gebilde von den Radulazähnen echter Mollusken ganz außerordentlich verschieden, wie denn auch die kleinen Zähnchen bei *Ch. nitidulum* (65 I, Taf. V, Fig. 17) kaum einem Radulazahn vergleichbar sind. Die Radula von *Ch. radulifera* (muss wohl richtig *raduliferum* heißen) erscheint freilich einer Molluskenradula ähnlicher, doch ist nicht angegeben, ob die Zähne sich wie bei Mollusken oder ähnlich wie bei *Ch. nitidulum* verhalten, sie sollen auf den Seitenplatten befestigt sein. Auch die verkalkten Kiefer sind denen der Mollusken wenig ähnlich und sicher nicht homolog, wie sie auch den Seitenlappen der Radulamembran von *Ch. nitidulum* schwerlich homolog sein dürften, wie KOWALEVSKY anzunehmen scheint. Die großblasigen Zungenknorpel sind bei *Ch. raduliferum* gut entwickelt; was das knorpelähnliche Gewebe vor der Radula bedeutet, ist aus der Beschreibung nicht zu entnehmen, vielleicht stellt es eine Drüse dar. Wenn auch an der nahen Verwandtschaft dieser Art mit *Chaetoderma nitidulum* nicht zu zweifeln ist, möchte ich sie doch wegen der großen Unterschiede des systematisch besonders wichtigen Vorderdarmes nicht in dieselbe Gattung stellen und schlage dafür den Gattungsnamen *Prochaëtoderma* vor. Diese Gattung würde durch die Kiefer, das Verhalten der Radula und vielleicht durch die beiden Lippen an Stelle des Mundschildes charakterisirt sein.

Schließlich sei noch bemerkt, dass im Epithel des Mitteldarmes des von mir untersuchten Exemplars sich zahlreiche, große, rundliche Zellen befinden, die als Coccidien zu deuten sind.

Die phyletische Stellung von Neomenia und Chaetoderma.

Den vergleichenden Betrachtungen, die ich früher (52) über den Organismus der Solenogastren angestellt, habe ich nichts Wesentliches hinzuzufügen, nur über die phyletische Stellung von *Neomenia* und *Chaetoderma* habe ich mir eine bestimmtere Auffassung gebildet, welche dahin geht, dass *Neomenia* unter den mir bekannten Solenogastren die größte Zahl primitiver Merkmale besitzt. Es wird sich aus den weiterhin zu erörternden Beziehungen zu anderen Thiergruppen ergeben, dass solche besonders bei *Neomenia* hervortreten.

Die Cuticula ist zwar schon recht kräftig, aber doch nicht in dem Maße, wie bei *Proneomenia*; daher stehen auch die Hypodermisfortsätze dort auf einer niedrigeren Stufe. Die radiäre Anordnung der Spicula wird man auch als ursprünglich ansehen können. Dass der Körper nicht so lang ist wie bei *Proneomenia*, erscheint gleichfalls als ursprünglicherer Zustand.

Die vordere muköse Fußdrüse, die ich auch bei *Proneomenia*-Arten gefunden habe, ist bei *Neomenia* am besten ausgebildet und ihre Rückbildung bei anderen Solenogastren jedenfalls sekundär; ähnlich verhält es sich mit den zahlreichen Längsfalten in der Ventralrinne, die bei *Neomenia* gut entwickelt, bei *Proneomenia*-Arten im vorderen Theile noch deutlich angedeutet, bei den meisten anderen bis auf eine Mittelfalte rückgebildet sind. Die stark entwickelte Zwischensubstanz des Hautmuskelschlauches von *Neomenia carinata* und *grandis* ist bei *Neomenia dalyelli* und besonders bei *Neomenia microsolen* nach Wirén viel schwächer entwickelt, mithin nicht für die Gattung charakteristisch. Das dorsal unter dem Hautmuskelschlauch verlaufende Längsmuskelband dürfte auch primitiv sein, da ein eben solches sich bei Chitonen wiederfindet. Wahrscheinlich sind auch die Ringmuskeln des Darmes primitiv. Die Verschmelzung der Konnektive vom Cerebralganglion zum vorderen Seitenganglion und zum vorderen Bauchganglion, so dass das letztere mit dem Cerebralganglion nicht durch ein besonderes Konnektiv zusammenhängt, ist bei *Neomenia* zwar vermuthlich sekundär, doch liegen diese beiden Konnektive sonst so unmittelbar neben einander, dass ihre Verschmelzung sehr leicht geschehen kann, und so ist auch bei Chitonen der

Anfang der Pedalkonnektive seitlich vom Schlunde gelegen, ähnlich wie bei *Neomenia.*

Für ursprünglich halte ich ferner die Kiemen, welche als Radialfalten von der Dorsalwand der Kloake entspringen und welche außer bei *Neomenia* nur bei *Paramenia* und in schwächerer Ausbildung bei *Simrothiella* Pilsbry (= *Solenopus*) vorkommen. Auch der Vorderdarm von *Neomenia* zeigt durchaus keine Andeutung von verlorenen sackförmigen Speicheldrüsen oder einer einst vorhandenen Radula, vielmehr sind die epithelialen Schlunddrüsen und die ganze Gestaltung des Vorderdarmes von sehr primitivem Aussehen. Der vordere dorsale Blindsack des Mitteldarmes ist zwar bei *Neomenia* nur schwach entwickelt, doch sonst ist der Mitteldarm jedenfalls nicht weniger primitiv als bei *Proneomenia*, mit gut entwickelten Darmtaschen versehen.

Dass das dorsal an der Pericardialwand gelegene Herz, wie es bei *Proneomenia* vorliegt, ein primitives Verhalten zeigt, kann ich nicht einsehen, vielmehr halte ich das frei im Pericardium gelegene von *Neomenia* für das ursprüngliche, das andere dagegen für mehr oder weniger rückgebildet in Folge der Rückbildung der Kiemen. Diese Ansicht ist mit der phyletischen Entstehung des Pericardiums recht gut in Einklang zu bringen. Da bei *Neomenia* die Aorta dorsal von dem vorderen Theile des Pericardiums liegt, braucht sich die Verwachsung nur weiter nach hinten fortzusetzen, um zum Verhalten bei anderen Solenogastren zu werden. Auch das reichliche Bindegewebe, das mit den eingelagerten Chloragogenzellen stellenweise fast wie ein Parenchym aussieht, dürfte bei *Neomenia* als ursprünglich zu gelten haben.

Die Keimdrüsen und ihre Ausführungsgänge von *Neomenia* sind zwar komplicirter als die anderer Solenogastren, trotzdem halte ich sie gerade darum für primitiv, denn hier geht die Entwicklung unzweifelhaft auf Vereinfachung hinaus. Bei *Neomenia* bestehen die Keimdrüsen aus zahlreichen, hinter einander an zwei Längsgängen angeordneten Säcken; am Anfang der Schalendrüse findet sich ein nach vorn gerichtetes Receptaculum seminis und die Schalendrüse öffnet sich in eine Vagina mit einem schwellbaren Kopulationsorgan und mit den beiden Penisstacheln, die mit einer Drüse in Verbindung stehen. Das Kopulationsorgan mag eine besondere Erwerbung sein, aber die übrigen Bestandtheile können ganz wohl aus Gründen, die sich aus den folgenden Kapiteln ergeben werden, für primitiv angesehen werden.

Vagina, Kopulationsorgan und Penisstacheln sind bei anderen

Solenogastren nicht bekannt; die abdominalen Hakenbündel von *Proneomenia* und die beiden großen Spicula von *Proneomenia vagans* und *Pararrhopalia pruvoti* haben mit den Penisstacheln von *Neomenia* nichts gemein, wie schon daraus hervorgeht, dass Hakenbündel bei *Neomenia carinata* und *grandis* und jederseits ein großer Stachel bei *Neomenia dalyelli* neben den Penisstacheln vorhanden sind. Möglicherweise hängt die Rückbildung von Kopulationsorganen bei vielen Solenogastren damit zusammen, dass die Thiere sich selbst befruchten (vgl. 56, p. 115).

Wenn demnach fast alle Organe von *Neomenia* für primitiv angesehen werden können, ist doch zuzugeben, dass das Vorhandensein einer kleinen polystichen Radula von der Art, wie bei einigen *Proneomenia*-Arten, bei der Ausgangsform der Solenogastren ziemlich wahrscheinlich ist.

Von *Chaetoderma* habe ich schon früher (52) behauptet, dass sie als sekundär veränderte Gattung unter den Solenogastren zu gelten hat, und nachdem ich sie selbst untersucht, kann ich das nur vollkommen bestätigen. Sie stellt zweifellos die höchst entwickelte Form unter den bekannten Solenogastren dar. Dafür spricht die Ausbildung fast aller Organe. Der vordere Körperabschnitt erscheint ähnlich wie ein Kopf gesondert, die wimpernde Bauchfurche mit ihren Drüsen ist verschwunden, in der Kloake haben sich zwei gefiederte Kiemen mit einer starken Muskulatur entwickelt, die schon wegen ihrer Lage zwischen After und den Mündungen der Keimdrüsengänge denen von Mollusken nicht homolog sein können, die Ausbildung des sensiblen Mundschildes mit seinen Drüsen, die Rückbildung des Cirrenapparates verbunden mit einer Verkleinerung der Mundhöhle, die gewaltige Entwicklung der Ganglienknoten, besonders der vorderen Seitenganglien, am Gehirn, die Verschiebung der Lateralstränge unter die ventralen Quermuskeln und ihre Verschmelzung mit den ventralen Nervensträngen, die Koncentration der hinteren Ganglien, die eigenthümliche Ausbildung der Radula mit einem großen Zahn und dem zusammenhängenden Knorpel darunter, die ventral vom Darm gelegene mächtige Mitteldarmdrüse mit ihrem Aufhängemuskel am Hinterende, die Vereinigung der Längsmuskelbündel zu vier starken Zügen, die starken vorderen Retraktoren, der große Ventralsinus und die Beschränkung des Darmsinus, die Verschmelzung der beiden Keimdrüsen mit einander — das sind sämmtlich sekundäre Veränderungen gegenüber den anderen Solenogastren. Da wir bisher keine Form kennen, von der man *Chaetoderma* ableiten könnte, so ist die Frage, ob die Kiemen völlig neu oder aus ähnlichen Blättchen wie bei *Neomenia* entstanden sind, nicht zu beantworten möglich.

Zur Systematik und Pylogenie der Chitoniden.

Ehe ich zu einigen Betrachtungen über den Organismus der Chitoniden übergehe, muss ich, da mir in der Hauptsache europäische Arten vorgelegen haben, deren Namen klarstellen, welche in Folge der häufig ziemlich unklaren ersten Beschreibungen außerordentlichen Konfusionen unterworfen gewesen sind, und leider enthalten auch meine früheren Arbeiten unrichtige Namen.

Ich wurde durch Sendungen von Herrn Valle in Triest und durch Bestimmung der Grube'schen Chitonen in der Breslauer Sammlung, sowie andererseits durch die vorzügliche Bearbeitung der Gruppe durch Pilsbry in den Stand gesetzt, die meisten mittelmeerischen, besonders adriatischen Arten zu untersuchen und über ihre Namen Klarheit zu erlangen.

Es ist sehr bedauerlich, dass meine Bearbeitung der Radula (50) gleichzeitig mit Pilsbry's Werk (38) erschienen ist, so dass keiner von beiden des Anderen Arbeit benutzen konnte. Pilsbry hat nur in einigen nachträglichen kurzen Noten Stellung zu meinen Ergebnissen genommen und diese in einigen Punkten berichtigt. Ich möchte bei dieser Gelegenheit bemerken, dass es von Anfang an meine Absicht gewesen ist, meine Radulaarbeit durch genaue Durcharbeitung der Gruppe für das »Conchylien-Cabinet« zu ergänzen, was aus verschiedenen Gründen sehr wünschenswerth gewesen wäre. Von diesen ist der hauptsächlichste der, dass ich selbst die Gruppen, die ich nach der Radula gefunden, durchaus nicht für gleichwerthig gehalten habe, wie aus meiner Bemerkung, dass man sie »als Gattungen oder Untergattungen anwenden mag« (50, p. 360), hervorgeht, und dass ich in einer systematischen Bearbeitung diese Gruppen am richtigen Orte einzureihen beabsichtigt habe. Außerdem hatte sich schon durch meine Untersuchung eine Reihe von unrichtigen Bestimmungen herausgestellt, die zum Theil durch das Verhalten der Radula richtig gestellt werden konnten; erklärlicher Weise konnte durch dieses Verhalten nicht jede Bestimmung geklärt werden, was jetzt nach dem Erscheinen der Arbeit Pilsbry's weit eher möglich ist, und so hat denn auch Pilsbry auf einige Fehler hingewiesen, die er allerdings nicht unrichtigen Bestimmungen zur Last legt, wie es wohl sicher geschehen müsste, sondern die er durch die Annahme erklären will, dass die Radula nicht genügend konstante Charaktere zeigt, um für die Systematik der Chitonen von Bedeutung zu sein. Ich muss dem entschieden widersprechen; ich habe gute Gründe für die Ansicht, dass die Radula der Chitonen gerade eben so wichtig für die Systematik ist, wie bei den Prosobranchien. Erklärlicher Weise war es mir sehr schwer, darüber, ob die Unterschiede nur für Species- oder für Gattungs- (oder Untergattungs-)Merkmale hinreichen, immer die richtige Entscheidung zu treffen.

Daher bestehe ich durchaus nicht darauf, alle von mir aufgestellten Gruppen festzuhalten, sobald sich sonst die Unhaltbarkeit der einen oder der anderen herausstellen sollte, indessen bisher ist das nur erst von wenigen des Näheren nachgewiesen worden und allgemeine Redensarten über die zu große Zahl der existirenden Gruppen sind natürlich von keiner Bedeutung.

Für die europäischen Arten möchte ich folgende Namen gebrauchen, ohne mit den Citaten eine vollständige Synonymie geben zu wollen, die im Allgemeinen bei Pilsbry zu finden ist.

Gen. *Lepidopleurus* Risso.

1826. *Lepidopleurus* part., Risso, Histoire naturelle de l'Europe méridionale, Vol. IV, p. 267.
1847. *Leptochiton*, J. E. Gray in: Proc. zool. Soc. London, p. 127.
1885. *Holochiton* (part.), P. Fischer, Manuel de Conchyliologie, p. 877.
1892. *Lepidopleurus*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 2.
1893. *Leptochiton* + *Lophyropsis* + *Beanella* (err.), Thiele (50), p. 386, 388.

Den mit Recht als typische Art der Gattung angesehenen *Lepidopleurus cajetanus* glaubte ich früher, wegen der verschiedenen Radula, der starken und deutlich skulptirten Schale von den anderen Arten abtrennen zu müssen, doch habe ich jetzt in *Lepidopleurus algesirensis* eine Übergangsform kennen gelernt und sehe daher *Leptochiton* als Synonym von *Lepidopleurus* an. Die Hakenplatte der Radula dürfte ursprünglich eine dreizähnige Schneide gehabt haben, welche durch Reduktion eines oder zweier Zähne sich umwandeln kann. Die von mir unter dem Namen *Lophyropsis imitatrix* beschriebene Radula ist der, welche Plate (39^{II}, p. 82) von *Lepidopleurus medinae* beschrieben hat, äußerst ähnlich und vielleicht mit ihr identisch, während Plate den *Chiton imitator* zu *Ischnochiton* stellt (l. c. p. 100).

Die von mir irrthümlich als *Beanella rissoi* beschriebene Radula rührt von *Lepidopleurus algesirensis* her, wie ich jetzt festgestellt habe.

Lepidopleurus cajetanus (Poli).

1791. *Chiton cajetanus*, Poli, Testacea utriusque Siciliae, Vol. I, Taf. IV, Fig. 1, 2.
1826. *Lepidopleurus cajetanus*, Risso (l. c.), Vol. IV, p. 267.
1893. *Beanella cajetana*, Thiele (50), p. 388, Taf. XXXI, Fig. 38 [Radula].
1899. *Lepidopleurus cajetanus*, Plate (39^{II}), p. 89, Fig. 207—217.

Im Mittelmeer und den anstoßenden Theilen des Atlantischen Oceans.

Lepidopleurus algesirensis (Capellini).

1859. *Chiton algesirensis*, Capellini in: Journ. Conchyl., Vol. VII, p. 327, Taf. XII, Fig. 3.
1892. *Lepidopleurus granoliratus* (Carpenter in MS.), Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 14.
1893. *Beanella rissoi* (err.), Thiele (50), p. 388, Taf. XXXI, Fig. 37 [Radula].
1893. *Lepidopleurus algesirensis*, Pilsbry (38), Vol. XV, p. 62.

Im westlichen Theile des Mittelmeeres bis Sicilien.

Ich habe zum Vergleich mit verwandten Arten in Fig. 54 die Randschüppchen dargestellt: die der Oberseite sind etwa so lang wie breit, am Ende abgerundet, mit etwa sieben Längsleisten, die der Unterseite am Ende abgerundet, sonst ziemlich gleich breit, und zwar etwa $^2/_5$ der Länge, die Randstacheln gegen das Ende bogig verjüngt, weniger als doppelt so lang wie die der Unterseite.

Lepidopleurus cancellatus (Sowerby).

1878. *Lepidopleurus cancellatus*, G. O. Sars (42), p. 111, Taf. 7, Fig. 6; Taf. I, Fig. 7 [Radula].
1893. *Leptochiton cancellatus*, Thiele (50), p. 387, Taf. XXXI, Fig. 35 [Radula].

Diese Art soll im nördlichen Atlantischen und Stillen Ocean verbreitet sein. Die Randschüppchen (Fig. 55) sind auf der Oberseite am Ende etwas breiter als bei der vorigen Art und mit bedeutend zahlreicheren Leisten (etwa 16), versehen, die der Unterseite breiter, etwa halb so lang wie breit, die am Rande und auf der Oberseite zerstreuten deutlich längsgefurcht, wenigstens doppelt so lang wie die der Unterseite.

Lepidopleurus asellus (Chemnitz).

1785. *Chiton minimus* + *Chiton asellus*, Chemnitz in: Martini, Neues systematisches Conchylien-Cabinet, Vol. VIII, p. 289, 290, Fig. 814, 816.
1797. *Chiton onyx* + *Chiton asellus*, Spengler in: Skrivter Naturhist. Selsk., Vol. IV, p. 62, 99.
1878. *Lepidopleurus cinereus*, G. O. Sars (42), p. 112, Taf. 7, Fig. 8 (err., non Linné).
1893. *Leptochiton asellus*, Thiele (50), p. 387, Taf. XXXI, Fig. 33 [Radula].
1899. *Lepidopleurus asellus*, Plate (39^{II}), p. 78, Fig. 201—203.

Im nördlichen Atlantischen Ocean (Frankreich bis Norwegen und Grönland). Die Randschüppchen der Oberseite (Fig. 56) sind etwa doppelt so lang wie breit, mit etwa sechs Leisten, die der Unterseite am Ende ein wenig gerieft, die größten etwa doppelt so lang wie breit, die Randstacheln sehr klein, kaum so groß, wie die größten der Unterseite, gegen das Ende rundlich zugespitzt.

Lepidopleurus scabridus (Jeffreys).

1880. *Chiton scabridus*, J. G. Jeffreys in: Ann. Mag. nat. Hist., ser. 5, Vol. VI. p. 33.
1894. *Lepidopleurus scabridus*, Sykes in: Proc. malac. Soc. London, Vol. I, p. 35.

Diese englische Art habe ich nicht gesehen.

Lepidopleurus alveolus (Lovén).

1878. *Lepidopleurus alveolus*. G. O. Sars (42), p. 110, Taf. 7. Fig. 3; Taf. I, Fig. 7 [Radula].
1893. *Leptochiton alveolus*. Thiele (50), p. 387, Taf. XXXI, Fig. 34 [Radula].

An beiden Seiten des nördlichen Atlantischen Oceans.

Lepidopleurus arcticus G. O. Sars.

1878. *Lepidopleurus arcticus*, G. O. Sars (42), p. 112, Taf. 7, Eig. 7.

Diese Art aus dem Arktischen Meer ist mir unbekannt.

Hanleya hanleyi (Bean).

1878. *Chiton Hanleyi* + *Chiton abyssorum* M. Sars in MS. + *Chiton Nagelfar*, G. O. Sars (42), p. 109, 110, Taf. VII, Fig. 4, 5; Taf. I, Fig. 6 [Radula].
1893. *Hanleya abyssorum*, Thiele (50), p. 388, Taf. XXXI, Fig. 39 [Radula].
1896. *Hanleya abyssorum*, Burne in: Proc. malac. Soc. London, Vol. II, p. 4 bis 13, Taf. II [»Osphradium« und Nervensystem].
1899. *Hanleya hanleyi*, Plate (39II), p. 70, Fig. 193—200.

Norwegen bis Nord-Amerika.

Trachydermon cinereus (L.).

1766. *Chiton cinerea*, Linné, Systema Naturae, Ed. 12, p. 1107.
1855. *Chiton cinereus*, Hanley, Ipsa Linnaei Conchylia, p. 17.
1878. *Craspedochilus marginatus*, G. O. Sars (42), p. 115, Taf. 20, Fig. 16; Taf. II, Fig. 2 [Radula].
1892. *Ischnochiton (Trachydermon) cinereus*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 68.
1893. *Trachydermon cinereus*, Thiele (50), p. 390. Taf. XXXII, Fig. 5 [Radula].
1899. *Trachydermon cinereus*, Plate (39II), p. 134, Fig. 248.

Diese in der Nordsee sehr häufige Art ist in der Färbung ungemein variabel, bei Helgoland gewöhnlich in röthlichen Farbentönen, sonst braun, gelblich etc., in der verschiedensten Weise gezeichnet, am Rande häufig braun gebändert.

Die Randschüppchen der Oberseite (Fig. 57) sind klein, zugespitzt, kaum doppelt so lang wie breit; dazwischen finden sich kleine Gruppen gebogener, keulenförmiger Spicula, mit einem ziemlich langen Chitinbecher an der Basis; die Schüppchen der Unterseite sind klein, etwas länger als breit, meist zugespitzt, die am Rande längsgerieft, gegen das Ende allmählich verdünnt und zugespitzt.

Trachydermon variegatus (A. Philippi).

1836. *Chiton variegatus*, A. PHILIPPI, Enumeratio Molluscorum Siciliae, Vol. I. p. 107.
1892. *Ischnochiton (Trachydermon) cinereus* var. *variegatus*, PILSBRY (38), Vol. XIV. p. 69.
1893. *Adriella variegata*, THIELE (50), p. 391, Taf. XXXII, Fig. 7 [Radula].

Ich halte diese Mittelmeerform für eine von der vorigen verschiedene Art; auf die Beschreibung der Schale kann ich hier nicht eingehen, die Radula ist deutlich verschieden und auch die Randschüppchen (Fig. 58) kann man deutlich unterscheiden; die der Oberseite scheinen am Ende mehr abgerundet zu sein, die in Gruppen geordneten sind ähnlich, nur größer, die an der Unterseite erreichen eine viel bedeutendere Größe und auch die am Rande stehenden sind besonders merklich länger als bei voriger Art.

Tonicella rubra (L.).

1878. *Boreochiton ruber*, G. O. SARS (42), p. 116, Taf. 8, Fig. 4; Taf. II, Fig. 3 [Radula].
1892. *Ischnochiton (Trachydermon) ruber*, PILSBRY (38), Vol. XIV, p. 80.
1893. *Toniciella rubra*, THIELE (50), p. 390, Taf. XXXII, Fig. 4 [Radula].
1894. *Tonicella ruber*, SYKES in: Proc. malac. Soc. London, Vol. I, p. 36.
1899. *Ischnochiton ruber*, PLATE (39^{II}), p. 122, Fig. 239—241.

Obwohl PLATE eben so wie SARS und ich die nahe Verwandtschaft zwischen dieser und der folgenden Art betont, stellt er sie doch nicht in dieselbe Gattung, nur weil PILSBRY lediglich auf Schalenmerkmale hin sich dagegen geäußert hat; die letzteren sind zwar das zunächst ins Auge Fallende, aber darum doch noch lange nicht das einzig Wichtige für die Systematik. Mir liegt diese sonst in den nordischen Meeren verbreitete Art in einem kleinen Exemplar vor, das von GRUBE bei Lussin piccolo in der Adria gesammelt ist. Ich will hier noch bemerken, dass P. FISCHER (Manuel de Conchyliologie, p. 879) und CARUS (Prodromus Faunae Mediterraneae) den Gattungsnamen *Toniciella* geschrieben haben, was ich von ihnen nur übernommen hatte.

Tonicella marmorea (Fabricius).

1878. *Boreochiton marmoreus*, G. O. Sars (42), p. 116, Taf. 8, Fig. 3; Taf. II, Fig. 4 [Radula].
1892. *Tonicella marmorea*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 41.
1893. *Toniciella marmorea*, Thiele (50), p. 389, Taf. XXXII, Fig. 1 [Radula].
1899. *Tonicella marmorea*, Plate (39 II), p. 127, Fig. 242—247.

Diese Art soll in den nördlichen Theilen des Atlantischen und Pacifischen Oceans verbreitet sein; die Randschüppchen, welche von Plate beschrieben sind, sind von denen der vorigen Art freilich recht verschieden, trotzdem halte ich an der Vereinigung beider in einer Gattung fest, da die Radula und die sonstige Organisation äußerst ähnlich sind.

Callochiton laevis (Montagu).

1878. *Callochiton laevis*, G. O. Sars (42), p. 117, Taf. II, Fig. 6 [Radula].
1892. *Callochiton laevis*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 49.
1893. *Callochiton laevis* (part.), Thiele (50), p. 391.
1899. *Callochiton laevis*, Plate (39 II), p. 164, Fig. 282—287.

Bei England. Durch ihre Schalenaugen kenntlich. Die Randschüppchen der Oberseite sind lang und schmal (Fig. 59), in der Nähe des Randes stehen gebogene Stacheln mit langem Chitinbecher, die jedoch die gewöhnlichen Stacheln der Oberseite an Länge wenig übertreffen; am Rande finden sich in dichter Reihe kleine, geriefte, keulenförmige Stacheln.

Callochiton doriae (Capellini).

Chiton rubicundus var., Costa, Fauna di Napoli, *Chiton* Taf. III, Fig. 4.
1859. *Chiton doriae*, Capellini in: Journ. Conchyl., Vol. VII, p. 325, Taf. XII, Fig. 2.
1890. *Chiton* (*Prochiton*) *rubicundus*, Thiele (48), p. 386, 428.
1895. *Callochiton rubicundus*, Thiele (54), p. 859.

Costa hat unter dem Namen *Chiton rubicundus* (l. c.) offenbar zwei verschiedene Arten zusammengeworfen; die bezeichnete Figur dürfte sich auf dieselbe Art beziehen, von der ich das Nervensystem beschrieben und die Existenz von Schalenaugen angegeben habe, doch ist die ursprünglich unter dem Namen *Chiton rubicundus* beschriebene Art eine andere, wie wir sehen werden. Die Art, welche mir vorgelegen hat, ist eine *Callochiton*, nach Pilsbry von *Callochiton laevis* nicht zu unterscheiden, doch mit Unrecht, es sind deutliche Unterschiede vorhanden und daher muss die Art unter dem Namen *Callochiton doriae* abgetrennt werden. Capellini giebt (l. c.) schon richtig an: sur les aires médianes on trouve de chaque côté 5 à 6 cicatrices linéaires longitudinales; ich habe diese narbenartigen Eindrücke in Fig. 60 dargestellt, von ihnen ist bei *Callochiton laevis* nichts wahrzunehmen, auch dürfte die Art kleiner sein als die letztere.

Die Färbung wechselt bei mehreren Exemplaren, die mir vorliegen, von weiß oder gelb bis dunkelroth, meist sind sie fleischfarben oder rosa. Auf dem Rande finden sich häufig neben dem zweiten und siebenten Schalenstück helle Streifen, die zuweilen dunkel gesäumt sind. Die Schüppchen auf der Oberseite des Randes (Fig. 61 *a*) mögen etwas kürzer sein als bei *Callochiton laevis*, eben so die an der Kante; dagegen sind die gebogenen Spicula, die auf der Oberseite in kleinen Gruppen stehen, sehr viel länger (Fig. 61 *b*), etwa dreimal so lang wie die gewöhnlichen Spicula der Umgebung. Auch ist zu erwähnen, dass PLATE Lateropedalkonnektive, wie ich sie zuerst von unserer Art beschrieben, bei *Callochiton laevis* nicht gefunden hat. Auch die Radula zeigt gewisse Unterschiede.

Ischnochiton rissoi (Payraudeau).

1859. *Chiton rissoi* + *Chiton meneghinii*, CAPELLINI in: Journ. Cochyl., Vol. VII, p. 322, 325, Taf. XII, Fig. 1.
1885. *Beanella rissoi*, P. FISCHER, Manuel de Conchyliologie, p. 880.
1892. *Ischnochiton rissoi*, PILSBRY (38), Vol. XIV, p. 102.
[non *Beanella rissoi*, THIELE (50), p. 388, Taf. XXXI, Fig. 37.]

Wenngleich die als *Chiton meneghinii* beschriebene Form auf den ersten Blick durch ihre starke Radialskulptur sehr von den Exemplaren, die nur unregelmäßige koncentrische Furchen auf den Seitenfeldern zeigen, verschieden, wohl auch meistens breiter ist, verhält sich doch die Radula so ähnlich, dass man wohl beide Formen nur als Unterarten unterscheiden wird. Die Mittelplatte ist ziemlich schmal (Fig. 62) mit deutlicher Schneide, an den Seiten konkav, hinten mit einem kleinen Kiel, die Zwischenplatte ist hinten ziemlich breit, mit kleiner Schneide, dahinter mit einem seitwärts gerichteten, flügelförmigen Anhang; die Hakenplatte hat einen großen inneren Flügel und eine stumpf zweizähnige Schneide. Demnach kommt die Radula derjenigen am nächsten, die ich unter dem Namen *Leptopleura catenulata* beschrieben habe. PILSBRY stellt die Mittelmeerform zu *Ischnochiton* s. str.

Ischnochiton (Subgen.?) *albus* (L.).

1878. *Lophyrus albus*, G. O. SARS (42), p. 114, Taf. 8, Fig. 2; Taf. I, Fig. 9 [Radula].
1892. *Ischnochiton* (*Trachydermon*) *albus*, PILSBRY (38), Vol. XIV, p. 70.
1893. *Lophyrus albus*, THIELE (50), p. 379, Taf. XXXI, Fig. 10 [Radula].

Diese ziemlich verbreitete nordische Art hat eine so eigenartige Radula, dass ich sie danach keiner anderen Untergattung zutheilen kann; der SARS'sche Name dürfte dafür nicht verwendbar sein. Jedenfalls ist die Verschiedenheit der Radula von *Trachydermon* so bedeutend, dass ich gegen die Zutheilung der Art zu dieser Gruppe Widerspruch erheben muss; die äußeren Merkmale sind hier gewiss nicht so schwerwiegend, dass solche Zutheilung nöthig erscheint.

Ischnochiton (*Lepidozona*) *exaratus* (G. O. Sars).

1878. *Lophyrus exaratus*, G. O. SARS (42), p. 113, Taf. 8, Fig. 1; Taf. II, Fig. 1 [Radula].
1892. *Ischnochiton* (*Trachydermon*) *exaratus*, PILSBRY (38), Vol. XIV, p. 71.

Von der vorigen Art ist diese nicht nur im Habitus, sondern auch nach der Radula so verschieden, dass nicht recht ersichtlich ist, warum beide so nahe zusammengestellt werden. Die Radula ist derjenigen am ähnlichsten, die ich von *Ischnoplax*-Arten beschrieben habe, während PILSBRY diese drei Arten zu *Lepidozona* und *Radsiella* rechnet; daher stelle ich die norwegische Art einstweilen zu *Lepidozona*. Die Mittelplatte hat eine deutliche Schneide (Fig. 63) und ist an den Seiten deutlich ausgeschweift, hinten etwas eingeschnitten; die Zwischenplatte zeigt eine kleine Schneide und dahinter seitlich eine eckige Verbreiterung, die wohl dem Flügel verwandter Arten entspricht; die Hakenplatte besitzt eine einfache, zugespitzte Schneide und einen inneren Flügel, der schräg nach vorn gewendet und am Ende verbreitert ist.

Chiton (*Clathropleura*) *olivaceus* Spengler.

1891. *Chiton siculus*, BLUMRICH (3), p. 445.
1893. *Chiton olivaceus*, PILSBRY (38), Vol. XIV, p. 180.
1893. *Clathropleura sicula*, THIELE (50), p. 367, Taf. XXX, Fig. 16 [Radula].
1899. *Chiton olivaceus*, PLATE (39 II), p. 20, Fig. 157—175.

Diese bekannteste Mittelmeerart ist wiederholt näher untersucht und beschrieben worden. Ich sehe nicht ein, warum die Gattung *Chiton* im Sinne der neueren Autoren nicht eben so gut in Untergattungen zerlegt werden soll, wie etwa *Ischnochiton*, und warum dabei die Beschaffenheit der Radula nicht mit in Frage kommen soll — ein moderner Conchyliologe darf ohnehin nicht sein ganzes Heil im Schalenstudium suchen.

Chiton (*Clathropleura*) *rubicundus* Costa.

1829. *Chiton rubicundus*, O. G. COSTA, Catalogo sistematico e ragionato de' Testacei delle due Sicilie, p. 1, 3, Taf. I, Fig. 2.
1891. *Chiton laevis*, BLUMRICH (3), p. 452 [non *Chiton rubicundus*, THIELE (48)].

Ob diese Mittelmeerart Risso's *Lepidopleurus corallinus* ist, mag zweifelhaft bleiben, da die Angabe elevationibus lateralibus bisulcatis nicht passt. Dann würde Costa's Name: *rubicundus* zur Geltung kommen und Philippi's: *pulchellus* synonym sein. Die von Blumrich untersuchte Art ist sicher die vorliegende. Diese ist nahe mit der vorigen verwandt, doch bedeutend kleiner; die Mittelfelder sind sehr deutlich längsgefurcht (Fig. 64), doch bleibt ein dreieckiges Mittelfeld glatt. Die Radula ist der der vorigen Art ähnlich (Fig. 65) mit schmaler, vorn verdickter Mittelplatte, deren Schneide nur durch einen Vorsprung angedeutet ist; die große Zwischenplatte besitzt keine Schneide; an der Hakenplatte findet sich eine breite, ganzrandige Schneide und ein großer innerer Flügel. Die Randschuppen sind von Blumrich näher untersucht. Die Färbung ist in der Regel rothbraun, zuweilen weiß marmorirt, einzelne Exemplare haben neben rothbraunen auch olivengrüne Schalentheile und andere sind ganz olivengrün (var. *phaseolina* Monterosato), ein Exemplar der Grubeschen Sammlung hat daneben ein weißes Schalenstück und am Rande weiße Bänder, so dass nach der Färbung keine Varietäten aus einander gehalten werden können.

Nuttallina (*Middendorffia*) *cinerea* (Poli).

1891. *Chiton Polii*, Blumrich (3), p. 438.
1893. *Nuttallina* (*Middendorffia*) *cinerea*, Pilsbry (38), Vol. XIV, p. 283.
1893. *Middendorffia polii*, Thiele (50), p. 391, Taf. XXXII, Fig. 6 [Radula].

Da die Radula dazu ganz wohl stimmt, nehme ich *Middendorffia* als Untergattung von *Nuttallina* an. Die Randschüppchen habe ich in Fig. 66 dargestellt; die der Oberseite sind ziemlich doppelt so lang wie breit, deutlich in der freien Hälfte längsgefurcht, am Ende kurz zugespitzt, die an der Kante eben so breit und fast doppelt so lang wie die der Oberseite, mit deutlichen Längsfurchen, die der Unterseite klein, zugespitzt.

Da Pilsbry nur diese Art der Untergattung kennt, war es mir interessant, in der Berliner Sammlung eine zweite hierher gehörende Art aufzufinden; die Exemplare sind von Simroth bei S. Miguel (Azoren) aufgefunden, im Folgenden will ich sie kurz beschreiben.

Nuttallina (*Middendorffia*) *simrothi* n. sp.

Die mir vorliegenden Exemplare erreichen kaum 5 mm an Länge und etwa 2,5 mm an Breite, ihre Farbe ist ganz rosenroth oder in verschiedener Weise mit dunkelgrünen, großen Flecken oder mit kleinen braunen Streifen versehen, am Hinterrande der mittleren Schalenstücke zuweilen zierlich gefleckt; die Innenseite ist weißlich. Eine Radialskulptur ist nicht wahrzunehmen, auch sind die Seitenfelder nur undeutlich abgesetzt; mit einer starken Lupe erkennt man eine ziemlich gleichmäßige Körnelung der Oberfläche. In Fig. 67 *a* habe ich das vorderste Schalenstück von der Innenseite dargestellt, woran man die acht Einschnitte erkennt, von den mittleren Schalenstücken das vierte (Fig. 67 *b*), welches die beiden Einschnitte und die ziemlich abgerundeten Apophysen zeigt, endlich das kleine hinterste Stück (Fig. 67 *c*, *d*) mit ziemlich gerade abgeschnittenen Apophysen und zehn Einschnitten; im Tegmentum sind die kleinen Löcher für die Ästheten wahrzunehmen. Ein Vergleich mit den Abbildungen Blumrich's und Pilsbry's von *Nuttallina* (*Middendorffia*) *cinerea* zeigt die große Ähnlichkeit der Form; auch die Randschüppchen (Fig. 68) sind ähnlich, doch sind sowohl die an der Kante, wie die der Unterseite schmaler. Auch die Radula ist der der genannten Art ähnlich (Fig. 69), die Mittelplatte vorn breit, hinter der deutlichen Schneide eingeschnürt, nach hinten zugespitzt, die Zwischenplatte mit kleiner deutlicher Schneide, seitlich schwach konkav, die flügellose Hakenplatte mit drei deutlichen, kurz zugespitzten Zähnen an der Schneide; Seitenplatte groß, mit abgerundeter, gekerbter Schneide.

Acanthochites fascicularis (L.) und *discrepans* (Brown).

Diese beiden Arten sind häufig verwechselt worden, doch können sie sehr leicht durch das von Pilsbry angegebene Merkmal unterschieden werden, dass die eine dichtstehende, runde, die andere weniger dichte, länglich eiförmige Körnchen auf der Schale besitzt. Die Verbreitung soll von beiden ungefähr dieselbe sein (Mittelmeer und nördlicher Atlantischer Ocean), doch habe ich aus dem Mittelmeer bisher nur die Art mit den runden, aus dem Kanal nur die mit den länglichen Körnchen beobachtet; ich kann daraufhin nun zwar nicht behaupten, dass die eine Art hier, die andere dort fehlt, aber sicherlich ist die eine von beiden sehr viel häufiger als die andere, und man muss bei früheren Angaben die unsichere Unterscheidung mit in Rechnung ziehen, so ist die von Blumrich untersuchte Art sicher nicht *fascicularis*, sondern *discrepans* im Sinne Pilsbry's. Aus diesem Grunde erscheint mir die Benennung der Art mit den länglichen Körnchen, welche ich nur vom Kanal kenne, als *fascicularis* L. einigermaßen zweifelhaft, da Linné Algier als Heimat angegeben hat, übrigens das einzige bestimmte Merkmal, das vielleicht zur Erkennung der Art verwendbar ist. Sollte sich herausstellen, dass bei Algier nur die Art mit den runden Körnchen vorkommt, so würde diese wohl richtig als die Linné'sche Art anzusehen sein und der Name *discrepans* unter die Synonymie von *fascicularis* fallen, wenn es feststeht, dass Brown dieselbe Art vor sich gehabt hat, doch erscheint es mir wohl möglich, dass das von Pilsbry angegebene Kennzeichen gerade der anderen Art zukommt, also Brown's *discrepans* die länglichen und Linné's *fascicularis* die runden Körnchen besitzt. Die Färbung beider ist ungemein variabel, besonders dunkelgrün, röthlich oder violett und ganz unregelmäßig gefleckt.

Plate's fleißige Bearbeitung der Chitonenanatomie (39) macht eine zusammenhängende Darstellung der letzteren von meiner Seite um so mehr überflüssig, als ich in den Hauptsachen mit ihm derselben Meinung bin, daher kann ich mich auf folgende Bemerkungen beschränken.

Die Gestaltung der Schale ist in dem von Pilsbry aufgestellten System bei Weitem die Hauptsache und darum ist sie von diesem Autor genau untersucht worden, dagegen ist der feinere Bau derselben noch recht wenig bekannt. Diese Lücke kann ich freilich hier nicht ausfüllen, doch habe ich ein paar Schliffe untersucht, um über die Unterschiede der Lepidopleuridenschale von der anderer Chitonen eine Vorstellung zu bekommen.

Vergleicht man einen Längsschliff durch den Seitentheil eines Mittelstückes von *Lepidopleurus cajetanus* (Fig. 70) und *Tonicella submarmorea*, so fällt vor Allem auf, dass im Bereich des Seitenfeldes beim ersteren einzelne Kanäle, welche den Ästheten entsprechen, die Schale von innen bis außen in ganzer Dicke durchsetzen, während bei der anderen die Löcher von den Ästheten nur in der Außenschicht (Tegmentum) und in einer Unterbrechung der Mittelschicht, die von einer Fortsetzung der Außenschicht ausgefüllt wird, sichtbar sind.

Es tritt hier also jedenfalls ein Bündel von Ästheten durch den seitlichen Einschnitt in die Schale und verläuft, durch die Innenschicht vom Körper getrennt, in dem bezeichneten Fortsatz des Tegmentums medianwärts und giebt als Zweige die Ästheten zur Oberfläche hin ab. So habe ich es auch ähnlich in Flächenschnitten durch das vorderste Schalenstück von *Chiton rubicundus* gesehen. Es tritt hier also gegenüber den Lepidopleuriden eine Vereinigung der Basaltheile der Ästheten zu Bündeln ein, welche wie Stämme als Zweige die einzelnen Ästheten entsenden und welche nicht gerade von innen nach außen ziehen, sondern am Rande oberhalb von der Innenschicht in die Schale treten, doch treten nicht nur an den Einschnitten zwischen diese, sondern auch unmittelbar in das Tegmentum am Rande einzelne Ästheten oder kleinere Bündel von solchen ein, wie aus den kleinen Löchern hervorgeht, die man zuweilen am Rande des Tegmentums wahrnimmt.

Was die Schichten der Schale anlangt, so sind diese bei *Lepidopleurus cajetanus* nicht so scharf von einander abgesetzt, dass man eine so fundamental verschiedene Bildungsweise derselben annehmen müsste, wie beim Ostracum und Hypostracum der Molluskenschalen. Die innerste Schicht (Fig. 70 *I*) ist in der hinteren Hälfte des Schliffes schwach, während sie in der vorderen eine wulstförmige Verdickung bildet; diese Verdickung verläuft, wie die Innenansicht der Schale lehrt, in einem Bogen vom Ansatz der Apophyse medianwärts und nach hinten zu der mittleren Verbreiterung des hinteren Umschlagrandes.

Diese Innenschicht wird von Stäbchen gebildet, die im Ganzen senkrecht zur Oberfläche stehen. Darüber liegt eine ziemlich starke Schicht (Fig. 70 *II*), welche zwei gekreuzte Faserrichtungen erkennen lässt; sie ist an der Grenze der erhabenen Seitenfelder am stärksten. Die schräg nach vorn und außen gerichteten Stäbchen sind im vorderen Theile des Schalenstückes an den Enden gerade abgeschnitten und springen daher sägezahnartig in die außen angrenzende Schicht vor. Diese verhält sich im Bereich der Seitenfelder, wo sie von den Ästheten durchzogen wird, einfacher als im Mittelfelde, indem sie dort aus ziemlich langen, annähernd senkrecht zur Oberfläche gerichteten Stäbchen besteht (Fig. 70 *III*), hier bedeutend komplicirter ist, indem sie durch eine von vorn eindringende Schicht in drei Lagen getheilt wird. Inmitten dieser eingeschobenen Schicht (Fig. 70 *b*) liegen die Basalenden der Ästheten des Mittelfeldes, und von dieser centralen Platte gehen die Stäbchen, welche die Schicht zusammensetzen, nach oben und unten fiederförmig aus, so dass ihre Enden mehr oder weniger schräg nach hinten gerichtet sind. Ähnlich fiederförmig, nur umgedreht, mit den Enden schräg nach vorn gerichtet, sind die Stäbchen in der inneren Lage der Außenschicht (Fig. 70 *a*), welche sich mit der Mittelschicht an der Bildung der Apophysen zu betheiligen scheint. Der Bau der Außenlage (Fig. 70 *c*) ist mir nicht klar geworden, da die Schliffe hierfür nicht genügend dünn sind.

Bei *Tonicella submarmorea* erkenne ich in einem ähnlichen Schliff eine entsprechende Innenschicht, die auch hier hinter der Apophyse deutlich wulstförmig verdickt ist. Die starke Mittelschicht zeigt in der Nachbarschaft der erwähnten Unterbrechung in ihrer Mitte als Ausgang für das Wachsthum eine Lage kleiner Körnchen und eine mehr oder weniger deutliche Radialstruktur, die von den Anwachsstreifen durchschnitten wird. Die letzteren sind von der Apophyse aus deutlich in die Innenschicht hinein zu verfolgen, woraus hervorgeht, dass diese mit der Mittelschicht gemeinsam gebildet wird. Der Fortsatz des Tegmentums, welcher die Unterbrechung der Mittelschicht ausfüllt, ist innen erweitert, und an diese Kanten schließt sich eine dünne, nicht weit reichende Lage, welche ähnlich der Mittelschicht von *Lepidopleurus cajetanus* zwei gekreuzte Fasersysteme erkennen lässt und welche hier nur einen kleinen Theil der Mittelschicht ausmacht. An diesen Kanten geht die Struktur des Tegmentums allmählich in die der Mittelschicht über, während das Tegmentum im Übrigen sich scharf gegen die unteren Schalentheile durch seine Pigmentirung und das Fehlen jeder Schichtung und Struktur absetzt; es scheint bedeutend reicher an organischer Substanz zu sein als die unteren Schalenschichten.

Danach sind die Schalenschichten der Chitonen, besonders der Lepidopleuriden, nicht so scharf von einander getrennt, dass man für sie ganz verschiedene Entstehung annehmen müsste, und ich halte sie jetzt nur für Differenzirungen in einer ursprünglich einheitlichen Cuticularbildung, welche durch Kalkeinlagerung zu einem festen Hautpanzer geworden ist. Dieser bedeckt die ganze Dorsalseite des Thieres, also auch den Kopf (Fig. 73), während das Notäum nicht dorsal, sondern seitlich dem Körper ansitzt, wie z. B. PLATE's (39[I]) Fig. 16 deutlich erkennen lässt. Von den Lepidopleuriden nimmt insbesondere zu *Cryptochiton* und *Cryptoplax* hin das Notäum sehr bedeutend an Masse zu und die stärkere Muskulatur giebt den Randzähnen der unteren Schalenschichten ihre Entstehung, um an ihnen einen festeren Ansatz zu gewinnen. Bei *Cryptochiton* ist die Schale ganz zu einem inneren Skelet geworden. Im Übrigen will ich die dorsale Bekleidung der Chitonen hier nicht näher beschreiben, sondern nur einer Thatsache gedenken, die mir interessant erscheint und vereinzelt dastehen dürfte, nämlich dass die langen gebogenen Kalkspicula von *Callochiton doriae* in sehr tiefen Einstülpungen der Hypodermis gebildet werden (Fig. 71), aus denen sie vermuthlich später herausrücken, um schließlich mit ihren Basaltheilen in der Cuticula zu wurzeln, wenigstens weiß ich nicht, was diese Einstülpungen, in deren Grunde ich die chitinigen Basen von solchen Stacheln gesehen habe, sonst zu bedeuten haben. Kleinere Vertiefungen enthalten ja häufig die Jugendstadien von Stacheln (z. B. Plate, 39^{II}, Fig. 299), doch sind die der genannten Art wesentlich größer und ziehen sich weit in das Notäum hinauf. Einen gewissen Gegensatz hierzu bilden die stacheltragenden Fortsätze von *Placiphorella*, die ich schon längst kannte, ehe sie von Plate (39^{III}) beschrieben wurden, so dass ich Plate's Angaben bestätigen kann.

Die Saumstacheln werden wahrscheinlich eine gewisse Empfindlichkeit für Tastempfindungen vermitteln, besonders sensibel erscheint mir indessen der »Mantelsaum« oder die »Lateralfalte«, welche die Kiemenhöhle von der starken Cuticula des Notäums trennt, wenn auch natürlich nicht immer in gleichem Maße; hier liegen im Epithel. z. B. bei *Lepidopleurus cajetanus* zahlreiche schmale Zellen mit spindelförmigen Kernen, die ich als sensible Elemente ansehe. Zwar überzieht eine schwache Cuticula die Zellen, doch wird das kaum ein Grund sein, ihnen Tastempfindungen abzusprechen.

In der Kiemenhöhle der Lepidopleuriden finden sich kleine Sinneshügel, die ich als Seitenorgane bezeichnet habe (54); Plate hat deren Vorhandensein bestätigt und will sie, wie mir scheint, ohne jeden Grund für eine specielle Erwerbung der Gruppe halten, während ich in ihnen vielmehr ein ursprüngliches Verhalten sehe, das den höheren Chitonen verloren gegangen ist, vielleicht in Folge des Überganges in tieferes Wasser. Auch sonst finden sich theils vor, theils hinter den Kiemen, theils am Grunde und an der Seite des Vas efferens derselben sensible Epithelstellen, die man ohne genügenden Grund als Osphradien bezeichnet und als Homologa der Spengel'schen Organe von Conchiferen angesehen hat. Vielleicht ist in der Kiemengegend unter dem Notäum ursprünglich ein zusammenhängender Streifen von Sinnesepithel vorhanden gewesen, der sich nach Ausbildung der Kiemen theilweise rückgebildet hat, so dass er jetzt nur an einzelnen Stellen, bald hier bald dort erhalten ist.

Bezüglich des Nervensystems scheint es mir nicht zweifelhaft zu sein, dass die Form mit zahlreichen Lateropedalkonnektiven als die ursprüngliche anzusehen und bei Vergleichen mit Nervensystemen anderer Thiergruppen allein zu berücksichtigen ist.

In der Fortsetzung dieser Konnektive gehen von den Lateralsträngen in der Regel Nerven zum Notäum ab, während die Kiemen wohl ursprünglich ihre eigenen Innervirungscentren gehabt haben, wie das Vorkommen kleiner Ganglien neben den Lateralsträngen von Lepidopleuriden vermuthen lässt, daher halte ich die Mantelnerven für die ursprünglichsten und die Lateralstränge in der Hauptsache für das Innervirungscentrum des Notäums, die Kiemen und ihre Nerven dagegen für eine sekundäre Bildung.

Die vorderen Buccalganglien (Fig. 72 *gba*) liegen meist ganz in der Nähe des oberen Schlundringes, bei *Callochiton doriae* sind sie mit ihm sogar verwachsen. Wenngleich das ein vereinzelter Fall ist, erscheint es mir doch nicht unmöglich, dass hier sich ein primitiver Zustand erhalten hat, etwa ähnlich wie die doppelte Keimdrüse von *Nutallochiton hyadesi*, denn ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass phylogenetisch sich diese vorderen Buccalganglien vom Schlundringe abgelöst haben, während die hinteren Knoten (Fig. 72 *gb*) aus dem Epithel des Stomodäums entstanden sein dürften. Beide Paare sind durch Konnektive (Fig. 74 *bcm*) mit einander verbunden und vom vorderen Paar gehen die Konnektive (Fig. 74—76 *bc*), welche ziemlich dicht unter dem Epithel etwa an der Grenze des Lippentheiles verlaufen, nach hinten zum unteren Schlundring.

Interessant ist auch die Thatsache, dass die Hinterenden der hufeisenförmigen Kopffalte von den Lateralsträngen nach ihrer Abtrennung vom Schlundringe innervirt werden, wie ich bei *Lepidopleurus cajetanus* beobachtet habe.

Dass HALLER's Magenganglien nicht existiren, ist nach den übereinstimmenden Angaben der neueren Untersucher zweifellos. Durchaus unklar dagegen erscheint mir die Frage, von welchen Theilen des Nervensystems der Mitteldarm und die Urogenitalorgane versorgt werden, denn PLATE hat darüber weiter nichts als Vermuthungen geäußert; jedenfalls ist es nicht bewiesen, dass die Lateralstränge diese Eingeweidenerven abgeben.

Etwas näher will ich auf das Verhalten des Vorderdarmes eingehen, da mir hier im Vergleich mit anderen Mollusken recht primitive Verhältnisse vorzuliegen scheinen. Ich habe zur Illustration derselben, die im Wesentlichen in der ganzen Gruppe gleichartig sind, einige Längs- und Querschnitte (Fig. 72—79) abgebildet.

Eins der interessantesten Organe der Mundhöhle ist das Subradularorgan, welches ich in Fig. 73 in vorgestrecktem, in Fig. 72 in zurückgezogenem Zustande dargestellt habe. Es ist nur bei Chitonen in dieser Weise entwickelt und kann hier als eine sensible Unterzunge angesehen werden, die vielleicht eine Geschmacksempfindung vermittelt, während für bloße Tastempfindungen wohl die Umgebung der Mundöffnung und besonders die Kopffalte hinreichend empfindlich sein dürfte. PLATE hat eben so wenig wie ich eine solche Drüse aufgefunden, wie sie HALLER unter dem Subradularorgan gesehen haben will; dieses wird dagegen von drüsigem Epithel, das den hinteren Theil des Subradularsackes auskleidet, umgeben und durch dessen Sekret vor Verletzungen bei Bewegungen der Zunge geschützt.

Die Mundhöhle wird zwar vor und hinter der äußeren Öffnung von einem cuticularisirten Epithel (Fig. 74—76) bekleidet, doch fehlt noch ein aus Stäbchen zusammengesetzter Kiefer, wie er für die ältesten Gastropoden charakteristisch ist. Dieses cuticularisirte Epithel ist sehr hoch und gegen das niedrige Epithel an den Seitenwänden der Mundhöhle ganz scharf abgesetzt; ein ähnliches hohes Epithel liegt auch der Mundöffnung gegenüber an der Unterseite der Zunge.

Vorn über der Zunge liegen die bei kleineren Chitonen ganz einfachen (Fig. 74 *sm*), bei größeren mehr oder weniger gefalteten Säcke, die PLATE als Speicheldrüsen bezeichnet. Wenn schon die meist einfache Form und die deutlich muköse Beschaffenheit der Drüsenzellen gegen diese Auffassung spricht, so ist es ganz besonders der Vergleich mit den niedersten Gastropoden, der beweist, dass diese Säcke nicht Speicheldrüsen, sondern drüsige Ausbuchtungen der Mundwand vorstellen, wie sie neben den Speicheldrüsen den Rhipidoglossen ganz allgemein zukommen, ich muss daher durchaus dabei bleiben (54), dass die Chitonen keine Speicheldrüsen haben.

PLATE's »Pharynxdivertikel« kann ich bei *Callochiton doriae* nur in einer vorderen Erweiterung der Ausführungsgänge der Zuckerdrüsen erkennen und zwar des seitlichen Theiles dieser Gänge, die durch eine Längsfalte getheilt sind (Fig. 74, 75 *gi*), wie wir sehen werden; von *Lepidopleurus cajetanus* sagt PLATE freilich (39$^{\mathrm{II}}$, p. 93): »Nach hinten gehen diese Divertikel in den Ausführgang der Zuckerdrüsen über, indem ihre ventrale Grenzwand zu der hohen Längsfalte der letzteren wird.«

Die Zungenknorpel der Chitonen stimmen darin überein, dass sie zum größten Theil durch die eigenthümlichen Blasen (Fig. 74—79 *kb*) eingenommen werden, während das eigentliche Knorpelgewebe nur in der vorderen Hälfte größere Massen bildet. Solche schließen sich hier beiderseits an die Blasen an und zwar so, dass diese dorsalwärts die Knorpelstücke überragen. Von diesen trägt das kleinere seitliche regelmäßig einen dorsalen Zipfel (Fig. 75 *kn* rechts) und über diesem, getrennt von ihm, findet sich unter den Seitentheilen der Radula in der Regel ein kleiner accessorischer Knorpel (*kn,*). Das mittlere Knorpelstück verschwindet nach hinten hin völlig und auch das seitliche, das aber allmählich unter die Blase herabrückt, verschwindet oder zieht sich doch ganz dünn aus (Fig. 78); im letzteren

Falle verbindet es sich mit einem hinteren Knorpelstück (Fig. 79), welches das Hinterende der Blase umgiebt. Bei *Lepidopleurus* finde ich unter dem Epithel, das den vorderen, ventralen Theil der Mundhöhle bekleidet, eine Knorpelschicht, die sonst fehlt.

Die Radula ist durch die Rückbildung der Schneiden an den Randplatten ausgezeichnet, von denen nur die dritte, die ich als Seitenplatte bezeichnet habe, in der Regel eine Schneide trägt, doch kann auch diese verschwinden, so bei *Callochiton* und *Cryptochiton*.

Es sind also von den 17 Platten jeder Querreihe zumeist nur sieben mit Schneiden versehen und von diesen überragt jederseits diejenige, die ich als Hakenplatte bezeichnet habe, alle anderen so bedeutend, dass sie schließlich die einzig funktionirende bleibt und daher sehr groß wird, während die drei zwischen den beiden Hakenplatten gelegenen Platten gleichfalls ihre Schneiden einbüßen (*Schizochiton*, *Cryptochiton*).

Mir scheint, dass man die Gestaltung der Radula sehr gut für die Phylogenie der Chitonen mit verwenden kann. Ich würde zum Ausgang eine ähnliche Form nehmen, wie die von *Lepidopleurus algesirensis* mit dreizähniger Hakenplatte ohne inneren Flügel; durch Rückbildung kann schon in der Gattung die Hakenplatte einen oder zwei ihrer Zähne verlieren, doch geht die dreizähnige Hakenplatte auf die Ischnochitonen über und erhält sich in verschiedenen Entwicklungsreihen bis zu *Cryptoplax* und *Cryptochiton*; bei anderen Ischnochitonen erhält sie einen inneren flügelförmigen Anhang, verliert nicht selten einen ihrer Zähne, seltener auch den zweiten und kann durch Verschwinden des Einschnittes eine breite abgerundete Schneide erhalten. In dieser Form geht sie in die Reihe der echten Chitonen über und kann hier am Ende dieser Reihe sich wiederum zertheilen, wie es bei *Lucilina* (= *Toniciopsis*) und *Schizochiton* der Fall ist, wo sie vier Zähne besitzt.

Eigenthümlich ist die Ausmündungsart der »Zuckerdrüsen«. Verfolgt man die neben dem eigentlichen Schlunde gelegenen und von ihm durch ein paar Falten getrennten »Divertikel« (Fig. 74, 75 *gi*) nach hinten, so sieht man zwar, dass sie in die Zuckerdrüsen hineinführen, doch sind sie nur ein Theil der Ausführungsgänge derselben, wie man aus Fig. 78 erkennt, da hier durch die Muskelbündel (*ms*) der Schlund, wie er in Fig. 76 sichtbar ist, in drei Theile getheilt wird, von denen die beiden seitlichen gleichfalls in die Zuckerdrüsen hineinführen. Die Längsfalte setzt sich auch in diese hinein fort (Fig. 79).

Plate scheint über die Beschaffenheit des Epithels in diesen

Drüsen nicht recht klar geworden zu sein, indem er bald das Vorkommen von Stützzellen angab, bald nur eine Zellart fand. In meinen Präparaten, die zum Theil von wenig gut konservirten Thieren herrühren, kann auch ich nicht immer das Verhalten dieses Epithels klar erkennen, doch ist in manchen Fällen ganz sicher, dass nur eine Zellart darin vorkommt und Stützzellen fehlen. Da nun in diesem Bau sich schwerlich die Arten wesentlich unterscheiden werden, so halte ich mich für berechtigt, das Vorhandensein von Stützzellen, wie solche z. B. in den Schlundsäcken (Plate's Speicheldrüsen) zwischen den Drüsenzellen liegen, in den Zuckerdrüsen der Chitonen nachdrücklich zu bestreiten, wozu ich auch Gründe aus dem Vergleich mit den Gastropoden entnehme.

Diese Zuckerdrüsen sind demnach vom Bau der entodermalen Drüsen, die Schlundsäcke vom Bau der ektodermalen, daraus kann man schließen, dass zwischen beiden die Grenze des Stomodäums verläuft. Durch die Abschnürung der Zuckerdrüsen durch die Muskelbündel sind hier deren Vorderenden weit nach vorn verschoben, dagegen bin ich der Ansicht, dass das Stomodäum im Ösophagus sich bis in die Nähe des Magens erstreckt, so weit das hohe Epithel darin reicht, so dass es sich in der Mittellinie weit nach hinten ausdehnen würde. Es sind allerdings diese Verhältnisse hier bei Weitem nicht so klar, wie wir es bei den ältesten Gastropoden sehen werden, doch erstreckt sich auch bei diesen das Stomodäum in der Mitte eine Strecke weit in den entodermalen Antheil hinein.

Wo zwischen den Muskelbündeln, besonders in den Seiten des Körpers größere Lücken sind, werden diese von einem mehr oder weniger reichlichen Parenchym ausgefüllt, das aus rundlichen, blasigen Zellen besteht, deren Zellleib häufig ähnliche Körnchen enthält wie in den Chloragogenzellen der Solenogastren, wie denn auch sonst ähnliche Elemente bei Mollusken häufig in großer Menge theils als wandernde, theils als festliegende Zellen vorkommen, die mehr oder weniger sicher exkretorische Funktion haben.

Haller's Darstellung von einer ventral von der Keimdrüse und dem Pericardium vorhandenen »sekundären Leibeshöhle« ist eben so kühn wie unhaltbar, da hier zwischen den Eingeweiden zweifellos nur Bluträume zugegen sind. Hin und wieder sieht man an der Außenwand der Eingeweide sowie an der freien Fläche der Muskeln flache Bindegewebszellen, unter Anderem auch an der Außenseite der Nieren, wo doch nach Haller die sekundäre Leibeshöhle nicht hindringen soll, so dass es ganz ausgeschlossen ist, dass diese Zellen die Auskleidung einer sekundären Leibeshöhle darstellen, deren Herkunft phylogenetisch auch ganz unerklärlich sein würde.

Phylogenetisch weist die große Mehrzahl der Charaktere darauf hin, dass die Lepidopleuriden (= *Holochiton*, P. Fischer) den ursprünglichsten Typus der Chitonen darstellen. Plate (39^{III}, p. 522) hat neben einer großen Zahl primitiver Merkmale auch einige »specielle Charaktere« der Lepidopleuriden angenommen, die mir großentheils recht zweifelhaft erscheinen, so dürften die Seitenorgane vielmehr primitiv sein, auch von den Kiemenganglien ist mir das durchaus nicht unwahrscheinlich; auch dass »der innere nicht drüsige Abschnitt des Oviduct sehr groß ist und die ganze Leibeshöhle durchsetzt«, erscheint mir als primitives Verhalten, denn dieser innere Abschnitt dürfte als Fortsatz des Oviductes gegenüber dem drüsigen Theile, der vom Ektoderm herstammt, anzusehen sein, und es erscheint mir sehr wahrscheinlich, dass ursprünglich die Eileiter von innen sich bis an die Oberfläche erstreckt haben und erst allmählich durch äußere drüsige Einstülpungen ersetzt und zurückgedrängt worden sind; je weiter diese gegen die Keimdrüse vordringen, desto höher stehen sie phylogenetisch.

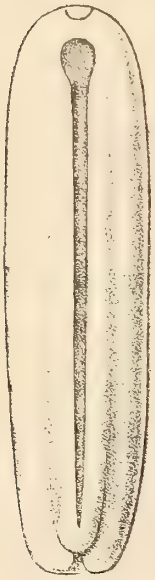
Vergleich zwischen Solenogastren und Chitoniden.

Bei einem Vergleiche zwischen zwei Thiergruppen ist es das Erste und Wichtigste, die Homologien der Körpertheile festzustellen. Während die Chitoniden durch ihr Notäum, das durch die Kiemenrinne vom söhligen Fuße getrennt ist, sowie durch den abgesetzten Kopf, Anhalt genug für eine Unterscheidung von Körperabschnitten gewähren, ist an dem im Querschnitt rundlichen Körper der Solenogastren äußerlich nur die medio-ventrale Flimmerrinne unterscheidbar, welche in zahlreichen Fällen ein Fältchen enthält. Da dieses Fältchen nach seiner Lage eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Chitonenfuße zeigt, so hat man sich beeilt, diese Ähnlichkeit im Sinne einer Homologie zu deuten. Daraus folgte dann unmittelbar, dass die Rinne der Solenogastren der Kiemenhöhle der Chitoniden homolog sein musste. Weiter wurde daraus, dass in manchen Fällen die Ventralrinne der Solenogastren hinten sich in die Kloake hinein fortsetzt, während die letztere bei *Chaetoderma* zwei Kiemen enthält, welche denen der Chitonen äußerlich ähnlich sind, geschlossen, dass Flimmerrinne und Kloake zusammengehören und gemeinsam der Kiemenrinne der Chitonen homolog sind. Dafür schien auch der Gegensatz zwischen dem Flimmerepithel in diesen Höhlen zu der spiculaführenden Cuticula auf der übrigen Oberfläche zu sprechen.

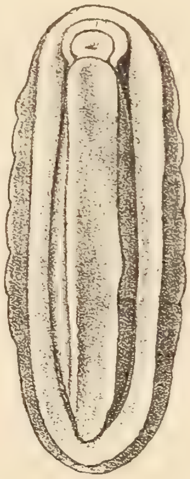
Hubrecht und Pelseneer (33) sind die Hauptvertreter dieser Ansicht, nur hat Letzterer die Verhältnisse bei den Solenogastren für die modificirteren erklärt, während der Erstere sie für primitiver hielt als die von Chitoniden.

Dem gegenüber hat schon Claus Bedenken geäußert, dass der muskulöse Molluskenfuß dem Fältchen der Solenogastren entspräche, und von der »Verdickung« der Längsmuskelschicht neben der Rinne gemeint, dass sie »als rudimentäre Fußbildung betrachtet werden könnte« (Lehrbuch der Zoologie, 4. Aufl., p. 564). Ich habe dann darauf hingewiesen, dass nach der Lage der Längsnervenstämme dem Fuße der Chitonen der ventrale Hautmuskelschlach homologisirt werden müsse, während die mediane Rinne der Sohle entsprechen würde (49, p. 510).

Betrachten wir nun die Sache näher und berücksichtigen wir zunächst die Ausdehnung der Bauchrinne! Vorn fängt diese durchaus konstant mit einer Erweiterung in einiger Entfernung hinter der Mundöffnung an und verläuft in den meisten Fällen bis in die Nähe der Kloakenöffnung, ohne mit dieser unmittelbar zusammenzuhängen, nur ausnahmsweise setzt sie sich in diese hinein fort. Es dürfte als Regel und zugleich als primitives Verhalten die Trennung der Flimmerrinne von der Kloake anzunehmen sein, etwa so, wie es bei *Neomenia grandis* vorliegt, während durch Einziehung der Umgebung der Kloakenöffnung sekundär in vereinzelten Fällen eine Verbindung zu Stande kam, was hauptsächlich mit Ausbildung der analen Stachel- oder Hakenbündel zusammenhängen mag, welche bei der Kopulation mitwirken dürften und welche häufig mehr oder weniger stark in die Kloakenmündung eingezogen werden können.



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Die Mantelhöhle der Chitoniden beginnt dem gegenüber vorn stets über dem Kopfe und verläuft an den Seiten in der Gegend der Lateralstränge bis zur Analöffnung, welche stets in derselben gelegen ist. Es ist durchaus willkürlich und darum unstatthaft, die Verlängerung der Ventralrinne von Solenogastren, um ihre Homologie mit der Mantelhöhle der Chitonen zu erklären, nach vorn bis über den Kopf anzunehmen.

Vergleicht man nach nebenstehender Figur die Ventralansicht von *Neomenia grandis* und *Lepidopleurus cajetanus* (Fig. 1, 2), so ergiebt sich sofort die vollkommene Übereinstimmung in der Ausdehnung der Fußsohle des letzteren mit der Flimmerrinne der ersteren.

Während also die Ausdehnung dieser Rinne nicht für ihre Homologie mit der Mantelhöhle der Chitonen spricht, ist als ferneres Hauptmerkmal der ersteren zu betonen, dass sie zahlreiche Drüsenzellen enthält, welche in ihrer ganzen Länge und Breite zwischen den Epithelzellen ausmünden; bei vollständigster Ausbildung ist eine vordere Mucusdrüse von der viskösen Längsdrüse unterschieden. Wo ist denn etwas Entsprechendes in der Mantelhöhle der Chitonen vorhanden? Man könnte zwar an die drüsigen »Krausen« denken, die zuweilen vorkommen, aber deren Homologie mit den Rinnendrüsen der Solenogastren ist denn doch zu unwahrscheinlich, um bisher ernstlich in Erwägung gezogen zu sein. PELSENEER hat sogar ausdrücklich die Fußdrüsen der Gastropoden als homolog mit den Rinnendrüsen betrachtet und in der That ist die Übereinstimmung so groß, dass an dieser Homologie nicht gezweifelt werden kann, nur hat PELSENEER eine Kleinigkeit dabei übersehen, dass nämlich die Fußdrüsen der Gastropoden in die Fußsohle ausmünden, aber nicht in die Kiemenhöhle, was bei seiner Homologisirung doch anzunehmen wäre. Die Sohlendrüsen sind bei Chitonen meistens schwach ausgebildet und im Epithel gelegen, trotzdem kann man nicht wohl bezweifeln, dass auch die Drüsen nur im Sinne einer Homologie der Bauchrinne von Solenogastren mit der Fußsohle der Chitonen verwerthet werden können.

Wir haben gesehen, dass der Fuß der Chitonen eine starke Muskulatur enthält, die größtentheils aus den Transversalmuskeln besteht, die von der Schale zur Sohle herabziehen, in der Mitte fehlen Längsfasern völlig. Als obere Grenze des Fußes kann man hauptsächlich die queren Muskelzüge und an den Seiten ungefähr die Lateralstränge ansehen.

In der Falte der Solenogastren fehlt dagegen jede Muskulatur, ihr Inneres ist von Bindegewebe mit den Ausführungsgängen der Drüsenzellen und einigen Nervenfasern, die zu den epithelialen Sinneszellen verlaufen, erfüllt. Giebt es wohl einen größeren Gegensatz, als die ungeheure Fußmuskulatur der Mollusken und die von Muskeln völlig entblößte Falte der Solenogastren? Wer über das Wesen des

Molluskenfußes auch nur oberflächlich nachdenkt, müsste sich wohl sagen, dass eine Homologie mit jenem Fältchen unmöglich ist, mag man nun, wie HUBRECHT, das letztere für einen Anfang von Fußbildung oder, wie PELSENEER, für einen Rest eines sich rückbildenden Fußes ansehen.

Eine ernsthafte Vergleichung der Muskulatur von Solenogastren und Chitonen ist bisher noch gar nicht unternommen und eine solche ist recht schwierig, da die Muskulatur in beiden Gruppen ungemein verschieden ist. Ich will indessen erst weiterhin einen solchen Vergleich durchzuführen versuchen und hier nur erwähnen, was für die Frage nach der Homologie des Fußes von Bedeutung ist. Wir werden auch bei Solenogastren 1) die Transversalmuskeln, die zur Bauchseite herabziehen, 2) die ventralen Quermuskeln und 3) das Fehlen von Längsmuskeln über der Bauchrinne zu berücksichtigen haben, Merkmale, die ich soeben vom Chitonenfuße hervorgehoben. So werden wir nicht umhin können, für das Homologon des letzteren bei den Solenogastren den Körpertheil anzusehen, der bis zu den ventralen Quermuskeln reicht und der vom ventralen Theile des Hautmuskelschlauches und dem entsprechenden Theile der dorsoventralen und lateroventralen Transversalmuskeln gebildet wird. Eins der auffälligsten Merkmale ist jedenfalls das regelmäßige Fehlen der Längsmuskeln sowohl über der Bauchrinne der Solenogastren wie auch in der Mitte des Chitonfußes, wodurch wiederum die Homologie der ersteren mit der Sohle des letzteren bewiesen wird.

Da die Muskulatur im Fuße der Chitoniden um Vieles stärker entwickelt ist als bei den Solenogastren, so sind die Theile bedeutend vergrößert; vor Allem wird man die ventralen äußeren Längsmuskeln, die zuweilen deutliche Kanten bilden, mit den Seitentheilen des Fußes vergleichen dürfen, dieselben werden sich weiter seitlich und dorsal ausgedehnt haben bis zur Insertion der ventralen Quermuskeln und bis in die Nähe der Lateralstränge.

Um schließlich auch der Innervirung zu gedenken, sei daran erinnert, dass die Pedalstränge der Chitonen einerseits das Epithel der Sohle, andererseits die Fußmuskulatur versorgen, während die Ventralstränge der Solenogastren nicht allein das Epithel der Flimmerrinne, sondern auch die ventrale Muskulatur innerviren, woraus immer von Neuem die Homologie der Rinne mit der Fußsohle, der ventralen Körpermuskeln mit den Fußmuskeln der Chitonen geschlossen werden muss.

Der einzige Grund, der gegen diese Homologie spricht, ist die

Ausdehnung der Cuticula, und dieser Grund bedarf somit der Erwägung. Nicht nur die Chitoniden, sondern die Mollusken überhaupt haben unzweifelhaft ursprünglich eine rein dorsale Cuticula besessen, die allmählich durch Kalkeinlagerung zur Schale erhärtete, denn die Ventralseite der Mollusken entbehrt stets der Schalenbildungen (woran dadurch nichts geändert wird, dass die Mantellappen mit der Schale den Körper ventral umwachsen können, indem dann die Mantelhöhle die morphologische Ventralseite darstellt). Die Urformen müssen flache Thiere gewesen sein, deren Ventralseite dem Boden angeschmiegt war. Nahm der Körper aber einen rundlichen Querschnitt an, wie es außer den Solenogastren bei Chätopoden, Nematoden und anderen »Rundwürmern« der Fall ist, und gingen die Thiere außerdem zu einer Lebensweise über, welche die Bauchseite ungeschützt ließ, so setzte sich die Cuticularisirung auch über die Ventralseite fort, wie es ja bei den genannten Würmern der Fall ist. Nur die ventrale, retraktile Rinne, die bei Solenogastren wie bei manchen Anneliden vorkommt, blieb von der Cuticularisirung ausgeschlossen, wahrscheinlich hauptsächlich wegen der Drüsen, die wohl eine wichtige Bedeutung bei der Ortsbewegung haben.

In Bezug auf die Körperbedeckung verhalten sich demnach die Solenogastren ganz anders als die Mollusken und ähnlich wie die Polychäten, da die Mollusken nur dorsale Verhärtungen, Solenogastren und Polychäten solche um den ganzen Körper erzeugen. Darin liegt ein schwerwiegender Grund für die Annahme, dass die Mollusken von flachen, niedergedrückten Thieren abstammen, diesen Schluss möchte ich hier nicht unterdrücken, werde aber später ausführlich darauf eingehen.

Ich glaube, dass hiernach ein Zweifel an der Homologie der Ventralrinne der Solenogastren mit der Fußsohle der Chitonen ausgeschlossen werden kann. Nimmt man ferner mit mir an, dass die Vielzahl der Fältchen bei *Neomenia* ein ursprüngliches Verhalten ist — und auch das ist ein Grund gegen die Homologie mit dem Chitonfuße, da hier ja zahlreiche »Füße« vorliegen würden — so erhält man den außerordentlich naheliegenden Vergleich der Fältchen mit den Längsfalten in der Byssushöhle der Lamellibranchien, die ja der Fußsohle der Gastropoden und Chitonen vollkommen homolog ist, und mit den Falten an der Sohle von *Ianthina* (51$^{\text{III}}$ p. 645, Fig. 17, 21).

Es entsteht nunmehr die Frage, wenn die Flimmerrinne der Solenogastren nicht der Kiemenhöhle von Chitonen entspricht, wie verhält es sich alsdann mit der Kloakenhöhle, ist sie allein der

Kiemenrinne der Chitonen homolog? Dafür spricht allein das Vorkommen zweier Kiemen in dieser Höhle von *Chaetoderma*, denn die Kiemenfältchen von *Neomenia* und *Paramenia* wird wohl Niemand den Kiemen der Chitonen vergleichen wollen. Da nun aber von mir ausführlich nachgewiesen ist, dass *Chaetoderma* die höchst differenzirte Form unter allen bekannten Solenogastren ist, so müssen auch dessen Kiemen als ganz specielle Erwerbung angesehen werden, zumal sie ja eine ganz eigenartige Muskulatur enthalten, auch ihre Lage zu den Kloakengängen verschieden ist von der Beziehung der Mollusken-Ctenidien zu den Nephridialöffnungen, und ihre Homologie mit Kiemen von Chitoniden, wie auch mit denen der Conchiferen, ist auszuschließen. Es spricht im Übrigen nicht das Geringste dafür, dass die Kloake der Solenogastren ein Rest einer solchen seitlichen Längsrinne ist, wie sie die Kiemenhöhle der Chitonen darstellt, und eben so wenig kann sie als Homologon der Kiemenhöhle von Gastropoden, auf deren Erörterung ich später einzugehen gedenke, angesehen werden, mit der sie noch eher eine oberflächliche Ähnlichkeit besitzt.

Ich halte die Kloake für eine ganz ähnliche Bildung wie die der Rotatorien: eine ektodermale Einstülpung in der Analgegend, die zumeist außer dem Ende des Darmes auch die Mündung der Geschlechtsgänge enthält und deren Wandung zuweilen — vielleicht sogar ursprünglich — hohle Fältchen bildet, welche der Respiration dienen. Ausnahmsweise münden die Geschlechtsgänge direkt nach außen, so dass dann die ektodermale Höhle nur einen erweiterten Enddarm darstellt.

Diesen Betrachtungen über die Homologie der Körpertheile muss ich noch hinzufügen, dass ein Homologon des Notäums der Chitonen, dieser von einer komplicirten Muskulatur erfüllten Falte, welche den Körper im Bereiche der Lateralstränge umzieht und ausschließlich von diesen innervirt wird, bei Solenogastren fehlt, da bei ihnen im Bereiche der Lateralstränge kein Fortsatz vorhanden ist und der Hautmuskelschlauch ohne jede Unterbrechung oder Veränderung bis in die Nähe der Bauchmitte herabzieht.

Das führt mich weiter zur Erörterung der Körperbedeckung, da gerade das Notäum jene mit Kalkstacheln oder -Platten durchsetzte Cuticula trägt, welche der von Solenogastren so ähnlich ist, dass man hierin einen Hauptgrund ihrer Verwandtschaft erblickt hat.

Gegen Pruvot's Ansicht, dass bei Solenogastren eine dünne Cuticula mit schuppenförmigen Kalkkörpern primitiver ist als die starke Cuticula von *Proneomenia* mit nadelförmigen Einlagerungen, ist im Allgemeinen kaum etwas zu sagen und sie könnte beim Vergleiche mit den Schuppen auf dem Notäum der Lepidopleuriden noch an Wahrscheinlichkeit gewinnen, indessen wird meines Erachtens gegen das primitive Verhalten der Körperbedeckung von *Neomenia* kaum ein triftiger Grund zu finden sein und man kann zum Vergleich mit deren Spicula auf die Borsten der Polychäten hinweisen, während *Ismenia ichthyodes*, deren Schuppen am meisten denen der Lepidopleuriden ähnlich sind, wohl kaum besonders primitiv und somit nicht näher als *Neomenia* mit den Chitonen verwandt sein dürfte.

Die verschiedenen Formen der Kalkgebilde in den Gattungen und Arten der Solenogastren will ich nicht zusammenstellen, sondern nur die Differenzirungen derselben auf den Körpergegenden betrachten. Im Ganzen sind solche Differenzirungen sehr geringfügig. Bei den gekielten *Neomenia*-Arten enthält der Dorsalkiel eigenthümlich lanzenförmige, im Querschnitt halbrinnenförmige Gebilde neben den einfachen Stacheln der übrigen Oberfläche, bei *Paramenia* sind zwischen den gewöhnlichen Stacheln, besonders auf der Dorsalseite hakenförmige Gebilde eingestreut, häufig finden sich neben der Ventralrinne etwas abweichend geformte Körper, die immer abstehen und die zurückgezogene Rinne schließen, wie bei *Ismenia*, *Myzomenia*, auch *Proneomenia*-Arten, bei *Chaetoderma* werden die Schuppen nach hinten hin größer. Differenzirungen im Gebiete der Lateralstränge fehlen ganz.

Bei Chitoniden findet sich dagegen eine entsprechende Cuticula mit Kalkkörpern, wie erwähnt, wenigstens bei allen ursprünglicheren Formen, ausschließlich auf dem von den Lateralsträngen innervirten Notäum. Schon bei den primitivsten Gattungen sind hier regelmäßig folgende Spiculaformen unterschieden:

1) am Rande eine Reihe meist keulenförmiger, stets abstehender, solider Gebilde;

2) auf der Unterseite dünne Schüppchen, die stets mit ihrem äußeren Theile nach dem Rande hin und von der Kiemenhöhle abgerichtet sind;

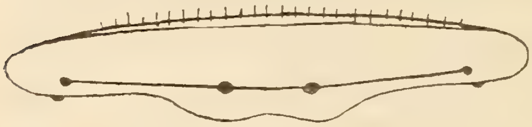
3) auf der Oberseite stärkere und meist größere Schuppen, deren Oberfläche bei Lepidopleuriden und Ischnochitoniden mit Längsleisten versehen sind, ihr äußerer Theil ist stets dorsalwärts gerichtet, meistens gekrümmt;

4) Gruppen von meist keulenförmigen Körpern auf der Oberseite

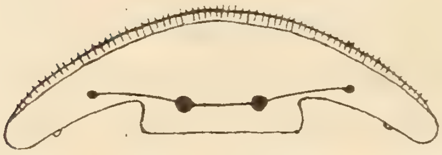
zerstreut. Diese sowie die Randstacheln sind beweglich (wenn auch nicht willkürlich) eingelenkt und dürften eine Tastempfindung vermitteln.

In welcher Weise sind diese Differenzirungen, zu denen die Ausbildung der festen Kalkschale hinzukommt, entstanden und wie hat man sich überhaupt die Entstehung des Notäums der Chitonen zu denken?

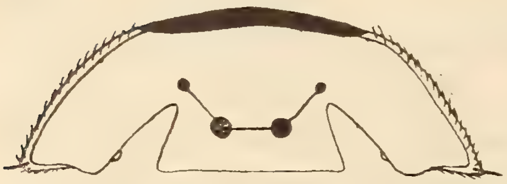
Ich habe mir darüber diese Meinung gebildet: Wie bei allen echten Mollusken, den Conchiferen, dürfte die Cuticula, die hier durchweg, wie bei Solenogastren (*Neomenia*), mit gleichartigen Kalkstacheln, vermuthlich in radiärer Richtung durchsetzt war, rein dorsal gewesen sein. Die Grenze gegen das ventrale, flimmernde Epithel hat demnach der Seitenrand des ursprünglich scheibenförmigen Thieres gebildet (Textfig. 3). Bei den Chitonen wird diese Grenze durch die »Lateralfalte« gebildet, diese halte ich daher für das Äquivalent des ursprünglichen Körperrandes. Während sich allmählich der Rücken stärker emporwölbte, neigte sich der Seitenrand abwärts bis zur Berührung mit dem Boden (Textfig. 4). Weiterhin wulstete sich durch eine Muskelmasse der außerhalb vom ursprünglichen Seitenrande gelegene Theil auf und nahm allmählich die Form einer Kante an, so dass nun ein sekundärer Körperrand entstand (Textfig. 5). Dazu stimmt nicht nur die geringe Entwicklung des Notäums bei den Lepidopleuriden im Vergleich zu den höheren Chitonen, sondern auch der Verlauf der Nerven, welche direkt nach der Lateralfalte hin gerichtet sind. Dass die Lateralfalte bei den ältesten Formen besonders groß gewesen ist, braucht durchaus nicht angenommen zu werden, noch weniger sehe ich aber ein, warum sie bei denselben fehlen soll, wie Plate annimmt. Mit ihrem ursprünglich jedenfalls sensiblen Epithel macht die Falte sicherlich weit eher den Eindruck eines ursprünglichen Randes als die Kante des Notäums.



Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.

Textfig. 3—5. Entwicklung des Notäums der Chitonen. Schematische Querschnitte.

Durch diese sekundäre Kantenbildung war der Anstoß zur Differenzirung der Spicula gegeben; indem die Ventralfläche der Kante sich dem Boden anlegte, wurden die hier befindlichen Spicula veranlasst, aus der radiären in eine annähernd tangentiale Lage überzugehen; da sie ihre Spitzen seitwärts richteten, so standen die gerade auf der Kante gelegenen frei ab und erhielten dadurch eine besondere Bedeutung für eine Vermittelung von Tastempfindung. Die obere Fläche der Kante wurde, als erst die Kalkstacheln Schuppenform angenommen, durch diese besser bedeckt, indem sie sich dorsalwärts neigten und ihre gewölbte Fläche nach außen wendeten; diese Neigung bildet ja auch die Fortsetzung der ventralen und ist mit durch diese beeinflusst.

Während so der muskulöse Seitenrand genügend durch die ursprüngliche Cuticula mit ihren Kalkstacheln geschützt war, wurde der mittlere Theil der Dorsalfläche, unter dem gerade die wichtigsten Organe liegen, durch die Emporwölbung mehr exponirt und hier wurde nun durch Verkalkung ein fester Panzer gebildet.

Wie *Neomenia* haben die Urchitonen die Fähigkeit einer ventralen Einkrümmung besessen. Durch diese Eigenschaft wurde der dorsale Panzer verhindert, sich zusammenhängend zu entwickeln, und daher entstand eine Längsreihe von Platten. Diese waren ursprünglich noch klein und ohne Zusammenhang, durch den Hautmuskelschlauch und die äußere unverkalkte Cuticula verbunden, vergrößerten sich aber bald bis zur Berührung, wobei für die Insertion der Reste der verbindenden Muskulatur sich am Vorderrande jeder Platte innere Fortsätze entwickelten, die sich unter den Hinterrand der nächstvorderen Platte schoben.

In welcher Weise sind diese Kalkplatten entstanden und wie verhalten sie sich zu der Cuticula und den Stacheln? Der Beantwortung dieser Frage muss ich eine Erörterung der Körperbedeckung von Solenogastren und Chitonen vorausschicken.

Vergleicht man *Proneomenia sluiteri* mit dem gewöhnlichen Verhalten der Chitonen, so liegt die Ähnlichkeit der keulenförmigen Hypodermisfortsätze mit den Ästheten klar zu Tage, die beschriebenen Protoplasmafäden der genannten Art sind ihrer Lage nach den Micrästheten analog und mögen in der That auch eine ähnliche Funktion haben, während die spiculatragenden Fortsätze denjenigen Papillen auf dem Notäum der Chitonen entsprechen würden, die mit den Kalkschuppen in Verbindung stehen.

Trotz dieser bedeutenden Ähnlichkeit ist eine vollkommene Homologie dieser Theile mit Sicherheit auszuschließen, denn *Proneomenia sluiteri* ist ja die einzige bekannte Art mit spiculatragenden Fortsätzen und die einzige, von der Protoplasmafäden an den keulenförmigen Fortsätzen nachgewiesen sind, sie ist zweifellos hierin ganz besonders hoch organisirt. Nach dem Verhalten bei anderen Solenogastren wird man annehmen müssen, dass die keulenförmigen Fortsätze erst in einigen Gruppen derselben erworben und der Urform noch nicht eigen gewesen sind; ihre Bestandtheile, Drüsen- und Sinneszellen, sind Anfangs noch zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen zerstreut gewesen. Die letzteren haben an ihrer Oberfläche eine zusammenhängende Cuticula erzeugt und einzelne bildeten die mit ihren unteren Enden darin steckenden Kalkstacheln.

Ein ähnliches Verhalten wird man auch für die Ausgangsform der Chitonen anzunehmen haben, doch findet man das Epithel unter der Cuticula der jetzt lebenden Formen stets zu »Papillen« oder »Packeten« (nach PLATE's Bezeichnung) angeordnet, die mit den Hypodermisfortsätzen doch nur eine ziemlich oberflächliche Ähnlichkeit haben.

Unter der Schale ist das Epithel flach und eben und entsendet zur Oberfläche die Ästheten. Ich stimme vollständig mit PLATE überein, indem ich annehme, »dass sich die eigenartigen Tastorgane der Schalen — auf nichts Anderes als auf die durch das Abrücken der Stacheln verlängerten Epithelpackete zurückführen lassen«. Es sind also bei der Ausbildung der Schale folgende Vorgänge anzunehmen:

1) die Cuticula ist verkalkt,

2) die Epithelpackete verlängerten sich bis zur Oberfläche, wo sie die eigenthümlichen Kappen der Ästheten erhielten,

3) die Kalkstacheln bildeten sich zurück.

Da die Stacheln abrückten, wie PLATE sich ausdrückt, ist es mir unverständlich, wie sie gleichzeitig in die untere Schalenschicht, das Articulamentum, übergehen sollten. Dagegen spricht Alles. Zunächst sind bei den ältesten Formen, bei denen sich doch die Schalen ausbildeten, erst kleine Stacheln in der Cuticula gewesen, nicht solche große Schuppen, wie bei *Chiton* s. s.; nur an diese konnte man denken, wenn man ihre Verschmelzung zum Articulamentum annehmen wollte, zumal das unter ihnen gelegene Epithel ähnliches Aussehen hat, wie unter der Schale, was indessen nur eine Folge einer ganz ähnlichen Thätigkeit ist. Ferner liegen die Stacheln doch nicht unter der Cuticula; dass sie sich in ihr entwickeln, ist nur ein vorübergehender Zustand, in fertigem Zustande ragen sie immer über die Cuticula hinaus. Endlich werden die Kalkplatten des Notäums niemals von Ästheten durchsetzt, wie es ursprünglich beim Articulamentum der Fall ist. Ich kann die Hypothese einer Verschmelzung der ursprünglichen Kalkstacheln zum Articulamentum nur für absurd erklären, da sie mit dem Verhalten bei den primitivsten Chitonen unvereinbar ist.

Die Sache liegt vielmehr offenbar so, dass sich allmählich die Schalen in verschiedene Lagen differenzirten, nach Plate's Angabe bis zu sechs, die verschiedene Strukturverhältnisse zeigen. So ist sowohl das Articulamentum, als auch das Hypostracum nicht anders als durch Differenzirung der ursprünglich gleichartigen kalkhaltigen Substanz entstanden. Das Periostracum ist zum Schutze des verkalkten Tegmentums gegen den auflösenden Einfluss des Meerwassers entstanden.

Indem ich zu einem Vergleich der Sinnesorgane von Solenogastren und Chitonen übergehe, gebe ich zunächst eine Nebeneinanderstellung derselben:

Solenogastren	Chitonen
Cirrenapparat der »Mundhöhle«	Kopffalte
—	Subradularorgan
hinteres dorsales Sinnes- (Geruchs?)-organ	—
—	verschiedene Sinnesorgane an der Innenseite des Notäums (Geruchsorgane?)
sensibles Epithel der Flimmerrinne	sensibles Epithel der Fußsohle
Hypodermisfortsätze	Ästheten.

Das bei Weitem differenzirteste Sinnesorgan der Solenogastren ist der sensible Apparat in der sogenannten »Mundhöhle«, der die Mundöffnung vorn und seitlich umgiebt, also eine Hufeisenform hat und der von den Cerebralganglien innervirt wird. Da in der Mundhöhle der Chitonen auch ein Sinnesorgan, das Subradularorgan, liegt, so wird man vielleicht zunächst an eine Homologie dieser beiden Sinnesorgane denken. Eine solche ist indessen mit völliger Sicherheit auszuschließen, denn

1) ist die Lage völlig verschieden, das eine umzieht wie gesagt den Eingang in den Vorderdarm vorn und seitlich, das andere liegt hinter demselben, jenes ist weit von der Radula getrennt, dieses liegt unter deren Vorderende;

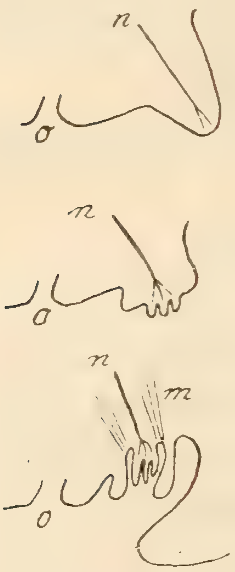
2) haben beide ganz verschiedene Form, das eine ist hufeisen-

förmig, aus Cirren und umgebenden Falten gebildet, das andere ist ein Doppelhügel;

3) ist die Innervirung beider vollständig verschieden, da die drei Nervenpaare zu den Cirren von den Cerebralganglien ausgehen und in der Umgebung der »Mundhöhle« gangliöse Massen bilden, während das paarige und durch eine Kommissur verbundene Ganglion des Subradularorgans durch ein paar Konnektive mit dem ventralen Theile des Schlundringes zusammenhängt

Man wird sich daher nach einem anderen Äquivalent des Cirrenapparates bei den Chitonen umsehen müssen, wenn hier überhaupt ein solches vorhanden ist. Ich nehme dieses Vorhandensein an und halte für das Homologon des Cirrenapparates der Solenogastren die Kopffalte der Chitonen. Beide stimmen auf den ersten Blick darin überein, dass sie hufeisenförmig die Mundöffnung umgeben, doch scheinen im Übrigen die Unterschiede zunächst sehr groß zu sein, indessen ist es bei näherem Zusehen nicht allzu schwer, ihre Homologie wahrscheinlich zu machen. Die Kopffalte, die an ihrem Rande ein zweifellos sensibles Epithel trägt, wird hauptsächlich vom oberen Theile des Schlundringes innervirt, so dass hierin kein wesentlicher Unterschied besteht. Wie ich schon früher vom hintersten Theile des Cirrenapparates annahm (52, p. 284), dass er von den vorderen Anschwellungen der Lateralstränge innervirt wird, konnte ich auch nachweisen, dass es sich mit der Kopffalte ganz ähnlich verhält.

Während nun aber die Kopffalte der Chitonen eine ganz einfache Kante darstellt, ist der Cirrenapparat der Solenogastren zu einem hoch differenzirten Sinnesorgan entwickelt. Zum Ausgang hierfür kann man indessen eine einfache Falte annehmen, die ganz der von Chitonen entspricht. Der vorspringende sensible Rand hat dann zur Vergrößerung seiner Oberfläche zahlreiche Papillen entwickelt, und gleichzeitig wurde dieser Theil zum Schutze der sensiblen Fortsätze retraktil, indem er sich in die äußeren bewimperten Theile der Falte und weiterhin in eine besondere Höhle zurückziehen konnte (Textfig. 6).



Textfig. 6.
Entwicklung der Sinnesorgane im Munde der Solenogastren aus einer einfachen Falte. Schematischer Medianschnitt.

Daraus folgt, worauf ich auch später noch zurückkommen werde, dass die sog. Mundhöhle der Solenogastren durchaus nicht der von

Chitonen homolog, sondern vielmehr eine sekundäre Einstülpung ist, welche der Umgebung des Mundes der Chitonen und der gemeinsamen Ausgangsform homolog ist, hervorgerufen durch die vermuthlich urspüngliche grabende Lebensweise und die starke Cuticularisirung der ganzen Oberhaut der Solenogastren, wie ja auch die empfindliche Flimmerrinne und das dorsale hintere Sinnesorgan retraktil sind; alle diese Organe sind im Leben vorstülpbar, wenngleich sie bei den konservirten Thieren erklärlicherweise niemals in diesem Zustande zu beobachten sind.

Dass das dorsomediane, unpaarige Sinnesgrübchen der Solenogastren einem der gleichfalls als Geruchsorgane gedeuteten epithelialen Sinnesorgane in der Kiemenrinne der Chitonen, die ventral und paarig sind, homolog wäre, wird wohl Niemand annehmen, daher brauche ich nichts darüber zu sagen. Andere homologe Bildungen für eines dieser Organe giebt es bei der anderen der beiden Thiergruppen gleichfalls nicht.

Sowohl die Fußsohle der Chitonen, eben so der Gastropoden, als auch die Flimmerrinne der Solenogastren entfalten zahlreiche Sinneszellen, ohne dass man darum diese Organe gerade als Sinnesorgane bezeichnen wird. Indessen wird das kleine mediane Fältchen zahlreicher Solenogastren sonst kaum eine bemerkenswerthe Funktion haben können, so dass immerhin ihre Hauptaufgabe das Betasten der Unterlage sein mag.

Dass die Hypodermisfortsätze der Solenogastren und ähnlich die Ästheten der Chitonen eine allgemeine Wahrnehmung von Wasserbewegungen vermitteln mögen, scheint mir ihre einzig plausible Aufgabe zu sein. Über die Frage ihrer Homologie habe ich mich schon ausgelassen (p. 305, 306).

Über die Hautdrüsen beider Thiergruppen ist wenig zu sagen: ich habe dem, was ich früher (51$^{\text{III}}$, p. 635) darüber angegeben, nichts von Bedeutung hinzuzufügen. Die Fußdrüsen der Chitonen sind meistens sehr schwach entwickelt; nur ausnahmsweise vergrößern sich die Drüsenzellen so, dass sie subepitheliale Massen bilden, wie im vorderen Theile des Fußes von *Trachydermon marginatus*, wo ich und Pelseneer (35, p. 8) sie beobachtet haben. Dass diese Drüsen der zuerst von Kowalevsky bei Chitonlarven entdeckten eingestülpten Drüse homolog sind, halte ich für ganz unwahrscheinlich; letztere dürfte sich völlig rückbilden, und ihr homologe Bildungen werden sich vielleicht in anderen Thiergruppen wiederfinden (51$^{\text{III}}$, p. 661).

Eins der schwierigsten Kapitel in der vergleichenden Anatomie der Solenogastren und Chitonen ist die Homologisirung ihrer Muskulatur; in ihrem Verhalten drückt sich hauptsächlich der große Unterschied aus, der beide Thiergruppen trennt, in dem einen Falle das für die »Würmer« typische Verhalten, in dem anderen der Hauptsache nach die Merkmale der Mollusken. In folgender Art glaube ich, dass man den Vergleich durchzuführen hat.

Neben dem aus vier Schichten bestehenden Hautmuskelschlauch besitzen die Solenogastren

1) in regelmäßiger Folge an der Bauchrinne entspringende Transversalmuskelzüge, welche
   a) ziemlich hoch am Rücken inseriren und ventral nicht gekreuzt sind,
   b) seitlich an der Körperwand sich anheften, und sich über der Bauchrinne kreuzen;
2) eine Reihe unter dem Darm verlaufender Querbänder;
3) bei *Neomenia* neben dem Dorsalgefäß ein Paar von Längsmuskeln.

Für diese Muskelzüge glaube ich bei Chitonen vollkommen entsprechende zu erkennen, die ich mit den entsprechenden Nummern anführe:

1) die »Lateropedal«-Muskeln, welche Fuß und Schale verbinden und welche
   a) dorsal näher der Mitte entspringen und sich im Fuße nicht kreuzen,
   b) mehr seitlich an der Schale sich anheften und sich im Fuße kreuzen;
2) unter dem Darm sich ausdehnende Querbänder, die mit den gekreuzten Transversalmuskeln einen unvollkommen begrenzten ventralen Sinus begrenzen, genau wie bei den Solenogastren;
3) neben dem Dorsalgefäß zwei Längsmuskeln.

Mir scheint, die Übereinstimmung ist so vollkommen, dass man diese Muskeln in beiden Thiergruppen wird als homolog betrachten dürfen.

Was aber ist aus dem Hautmuskelschlauch der Solenogastren, deren hauptsächlichstem muskulösen Organ, geworden? Jedenfalls wird man die übrig bleibenden Muskeln der Chitonen daraufhin anzusehen haben. Im Fuße scheinen außer den Enden der Lateropedalmuskeln kaum noch andere Elemente zu existiren. Auch in seinen Seitentheilen neben den Kiemen dürften kaum Reste des Hautmuskelschlauches vorhanden sein. Demnach ist dieser ventral nahezu oder vollkommen rückgebildet. Dagegen könnten ganz wohl die dorsalen Muskeln, welche die Schalenstücke verbinden, als aus Theilen des Hautmuskelschlauches entstanden angesehen werden, und zwar mögen die Musculi transversi wie auch die Musculi longitudinales laterales aus den Längsmuskeln, die Musculi obliqui aus einer der Diagonalfaserschichten entstanden sein.

Für die von der Schale in das Notäum ausstrahlenden Radiärmuskeln scheint es mir kaum möglich, bei Solenogastren ein Äquivalent zu finden, und so werden sie wohl mit dem Notäum entstandene Neubildungen sein, während es von den übrigen Muskeln im Notäum eher möglich wäre, dass sie einem aufgelösten Hautmuskelschlauch entstammen.

Im Vergleich mit den Solenogastren zeigt die Muskulatur der Chitonen hauptsächlich Anpassungen an die Schale, und das ist das Hauptmerkmal der Muskulatur der Mollusken überhaupt. Wollte man mit Pelseneer eine Entwicklung der Solenogastren aus cryptoplaxartigen Chitonen annehmen, so müsste die Muskulatur des Notäums dem Hautmuskelschlauch homolog sein, was mit ihrem Verhalten durchaus nicht im Einklang steht und zu der ganz unwahrscheinlichen Annahme führen müsste, dass der in vollkommenster Weise mit dem von Turbellarien übereinstimmende Hautmuskelschlauch der Solenogastren sekundär aus völlig verschiedenen Verhältnissen hervorgegangen wäre. Man darf die Körperwand der Nacktschnecken nicht als Beispiel für eine solche Entwicklung anführen, denn ihre Muskulatur ist von der der Turbellarien und Solenogastren völlig verschieden, von einem geschichteten Hautmuskelschlauch ist bei ihnen gar keine Rede.

Weit klarer ist die Homologie der Haupttheile des Nervensystems der Solenogastren und Chitonen, ist doch dieses der Hauptgrund für ihre Vereinigung als »Amphineuren« gewesen. Dass die beiden ventralen Stränge der Solenogastren den Pedalsträngen der Chitonen und die Lateralstränge beider Gruppen einander homolog sind, ist kaum zu bezweifeln. Jene innerviren die ventrale Muskulatur und das sensible Epithel der Bauchrinne, sowie der Fußsohle, diese die seitliche und dorsale Körperwand der Solenogastren, das Notäum nebst den Kiemen und die dorsale Körperbedeckung (Ästheten und Schalenmuskeln) der Chitonen, entsprechen sich demnach vollkommen, wenigstens bei meiner Auffassung, die ich p. 302 dargelegt habe. In der Fortsetzung der Konnektive von den Bauch- zu den Seitensträngen gehen bei Chitonen die Nerven des Notäums ab, daher sind diese vermuthlich die ursprünglichsten und entsprechen hauptsächlich den

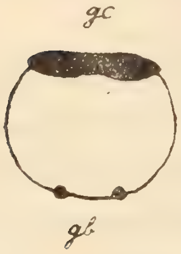
Dorsalnerven der Solenogastren, da diese dieselbe Eigenschaft haben, während besonders die Kiemennerven als Neubildungen aufzufassen sind.

Es ist bisher noch gar nicht genügend berücksichtigt worden, dass die vorderen Theile des Nervensystems beider Thiergruppen sehr stark verschieden sind, und die Homologie der einzelnen Bestandtheile ist durchaus nicht so klar, wie es vielleicht scheinen mag.

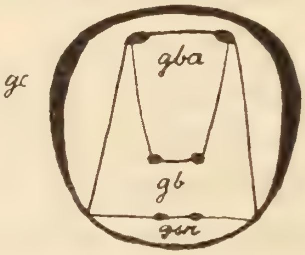
Bei Solenogastren sind nur zwei Theile zu unterscheiden: 1) das obere Schlundganglion und 2) ein paar Buccalknoten neben der Radula, mit jenem durch ein paar Konnektive verbunden (Textfig. 7). Bei Chitonen unterscheide ich im Gegensatz zu Plate (39^I, p. 159) folgende Theile (Textfig. 8):

1) ein gleichmäßig gangliöser Ring um den Schlund,

2) ein zweiter Schlundring, mit einem Paar vorderer, und einem Paar hinterer Knoten, deren vordere mit der hinteren Hälfte des ersten Schlundringes durch ein paar Konnektive verbunden sind;



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Textfig. 7. Cerebral- und Buccalganglien von Solenogastren. Textfig. 8. Dieselben von Chitonen.

3) ein paar Ganglien, welche das Subradularorgan innerviren und deren Konnektive gleichfalls von der hinteren Hälfte des ersten Schlundringes entspringen.

Diese Subradularganglien sind sicher bei Solenogastren nicht vorhanden, aber auch sonst stimmt, wie man sieht, das Verhalten in beiden Gruppen wenig überein. Man hat meiner Ansicht nach dabei Folgendes zu berücksichtigen:

1) Ein oberes Schlundganglion in deutlicher Ausbildung fehlt den Chitonen; wenn ein solches auch an der Stelle liegen müsste, wo ich früher (48, p. 388) meinte, bei *Callochiton doriae* ein Äquivalent vor mir zu haben, so ist die Deutung als Homologon des oberen Schlundganglions der Solenogastren bei diesem einzelnen Chiton doch zu unsicher. Wenn man berücksichtigt, dass die Mundcirren der Solenogastren der Kopffalte von Chitonen homolog sind, so würde für deren Innervationscentren die Homologie der vorderen Hälfte des Schlundringes der Chitonen folgen, der sich hier durch die sog. Labialkommissur zu einem vollständigen Ringe ergänzt. Die ventralen Nerven von diesem Ringe innerviren indessen das sensible Epithel an der Mundöffnung und dürften bei Solenogastren fehlen.

Nun haben sich aber bei Chitonen, wie auch Plate annimmt, mit der Fortsetzung des Notäums vor dem Kopfe die Lateralstränge vorn bis zur Mittellinie fortgesetzt, und dieser vorderste Theil ist mit der oberen Hälfte des Schlundringes verschmolzen. So wird es verständlich, dass von diesem Theile drei verschiedene Arten von Nerven abgehen, nämlich

a) solche in die Nähe der Mundöffnung,
b) solche zur Kopffalte,
c) solche zum Notäum.

Von diesen sind die ersten und die letzten im Vergleich mit den Solenogastren Neubildungen und nur der mittlere Streifen von der oberen Hälfte des Schlundringes der Chitonen kann als Homologon des oberen Schlundganglions der Solenogastren betrachtet werden.

2) Auch vom Buccalnervensystem der Chitonen ist nur ein Theil dem der Solenogastren homolog, nämlich die beiden neben der Radula gelegenen, hinteren Knoten mit ihren Konnektiven zu dem vorderen Ganglienpaar. Dieses dagegen und die Konnektive zur Labialkommissur sind Neubildungen, und zwar ist höchst wahrscheinlich das Ganglienpaar nebst seiner Kommissur von dem ursprünglich paarigen oberen Schlundganglion abgespalten, und die Konnektive mögen, da sie an der äußeren Grenze der Mundhöhle unmittelbar unter dem Epithel verlaufen, aus diesem Epithel hervorgegangen sein.

Demnach zeigt das Nervensystem im Kopfe der Chitonen eine Weiterentwicklung über das der Solenogastren hinaus. Nur oberflächliche Betrachtung kann das letztere als das höhere bezeichnen, indem man zum Vergleich die höheren Gastropoden herbeizieht, bei denen freilich durch sekundäre Veränderungen (Rückbildung der Lippenkommissur und Koncentration der Cerebral- und Buccalganglien) sich ähnliche Verhältnisse herausgebildet haben.

Dass die Bauchstränge der Solenogastren vorn stärker angeschwollen sind, ist jedenfalls eine Folge der starken Drüsenentwicklung an der Bauchgrube, die bei Chitonen nicht vorliegt, und auch die Endanschwellungen der Seitenstränge sind bei Chitonen in Verbindung mit dem ringsum laufenden, gleichförmigen Notäum ausgeglichen. Im Ganzen ist jedenfalls die Auffassung, dass das Nervensystem der Solenogastren wegen der stärkeren Knotenbildung höher entwickelt ist als das der Chitonen, entschieden zurückzuweisen.

Schließlich will ich noch hervorheben, dass bei einer Ableitung der Solenogastren von cryptoplaxähnlichen Chitoniden anzunehmen sein würde, dass mit dem fast völlig verschwundenen Fuße sich auch die ventralen Nervenstränge stark rückgebildet und die Seitenstränge bei Weitem stärker entwickelt haben würden, da das Notäum dem ganzen Hautmuskelschlauch entspräche. Da das bei Solenogastren durchaus nicht zutrifft, so ist auch das ein Grund gegen Pelseneer's Hypothese.

Ungemein groß ist der Unterschied, den die Verdauungsorgane der Solenogastren und Chitonen zeigen. Ich habe schon (p. 308) hervorgehoben, dass die sog. Mundhöhle der Solenogastren nicht der Buccalhöhle der Chitonen homolog, sondern eine ganz eigenartige Bildung, ein sensibles Atrium ist, wie ich es bezeichnen möchte, das in Verbindung zu bringen ist mit der Einhüllung des ganzen Körpers in eine starke Cuticula in Folge einer wahrscheinlich wühlenden Lebensweise, die eine Zurückziehbarkeit der empfindlichen Sinnesorgane nöthig machte.

Demnach entspricht die äußere Mundöffnung der Chitonen nicht der der Solenogastren, sondern der Öffnung, durch welche der Vorderdarm in das Atrium mündet.

Bei den meisten Solenogastren ist der Vorderdarm in zwei deutlich abgegrenzte Theile gesondert. Die Radula liegt, wenn eine solche vorhanden ist, stets in dem hinteren Abschnitt, demnach halte ich es für zweifellos, dass dieser der Mundhöhle der Chitonen homolog ist. Da die letztere nur durch einen kurzen, engen, aber sehr erweiterungsfähigen Lippentheil von der Außenwelt getrennt ist, so kann nur dieser dem vorderen Theile des Vorderdarmes der Solenogastren homolog gesetzt werden. Das Verhältnis der beiden Vorderdarmtheile zu einander ist in beiden Thiergruppen ein auffällig verschiedenes, da der Lippentheil bei Chitonen im Vergleich zu der großen Mundhöhle wenig in Betracht kommt, während der Anfangstheil des Vorderdarmes von Solenogastren so groß und größer werden kann als der hintere Theil. Drüsen scheinen diesem Theil bei Chitonen zu fehlen, während solche bei Solenogastren manchmal, z. B. bei *Amphimenia neapolitana*, vorhanden sein können.

Als Gründe dieser Größendifferenz hat man einestheils den Mangel einer Erweiterung des Anfangstheiles, anderntheils die starke Ausbildung des Radula-Apparates der Chitonen anzusehen, denn selbst die größten Radulae von Solenogastren erreichen auch nicht annähernd den Umfang derjenigen von Chitonen (vgl. Fig. 39 und 72).

Ein etwas eingehender Vergleich des Radula-Apparates beider Thiergruppen zeigt die denkbar größten Unterschiede; von dem ungemein komplicirten Bewegungsapparate, wie ihn die Chitonen besitzen, ist bei Solenogastren noch kaum eine Andeutung vorhanden, indem seine Muskulatur noch nicht deutlich aus der übrigen Schlundmuskulatur herausdifferenzirt ist. Während die Reibplatte der Chitonen mit einem großen Theil ihres Vorderendes frei in der Mundhöhle liegt, steckt die von Solenogastren (*Proneomenia*) vorn und hinten in ventralen Aussackungen und ragt nur mit einem kleinen Mitteltheil in die Schlundhöhle hinauf.

Während die Radula der Chitonen aus einer starken einheitlichen Grundmembran besteht, welcher die Platten eingefügt sind, sitzen die Zähnchen der Solenogastren unmittelbar dem Epithel auf und können höchstens mit ihren Basaltheilen zu Längs- oder Querreihen verschmelzen. Die Form der Radulaplatten von Chitonen ist hoch differenzirt, indem eine Rhachis mit drei Platten, darauf jederseits eine große, häufig dreizähnige Hakenplatte mit ablösbarer, pigmentirter Schneide und alsdann jederseits sechs Randplatten, von denen nur die dritte in der Regel eine Schneide trägt, unterscheidbar sind, dagegen haben die Zähnchen der Solenogastren die denkbar einfachste Form und von einer verschiedenen Ausbildung der Längsreihen ist kaum eine Andeutung vorhanden.

An Stelle der großen, paarigen Zungenknorpel der Chitonen mit ihren eigenthümlichen Blasen finden sich bei Solenogastren mit Ausnahme von *Chaetoderma* höchstens einzelne Zellen, welche den Knorpel andeuten. Alles in Allem ist die Differenz so groß und der Zungenapparat der Chitonen so viel höher entwickelt als der der Solenogastren, dass schon eine kühne Phantasie dazu gehört, den letzteren von dem ersteren ableiten zu wollen, wie es Wirén gethan hat.

Bei der Mannigfaltigkeit der Vorderdarmdrüsen von Solenogastren ist es schwierig, einen Vergleich mit denen der Chitonen durchzuführen, wobei man am besten von ihrer physiologischen Bedeutung absieht.

Die subepithelialen »Schlunddrüsen«, welche direkt in das Schlundrohr münden, kann man wohl den epithelialen Drüsenzellen vergleichen, die sich auch im Epithel der Mundhöhle von Chitonen vorfinden, ohne dass man geradezu von einer Homologie sprechen wird. Die »ampullenförmigen Speicheldrüsen« von *Rhopalomenia* sind eine specielle Erwerbung und kommen darum für den Vergleich mit Chitonen nicht in Betracht, so dass nur die schlauchförmigen Drüsen von *Proneomenia* und die ihnen jedenfalls homologen »gelappten Speicheldrüsen« mehrerer Gattungen von Solenogastren übrig bleiben. Diese münden ventral vor der Radula in den Schlund; von hier erstrecken sie sich unter dem Darm mehr oder weniger weit nach hinten. Dagegen liegen die beiden drüsigen Säcke von Chitonen, welche PLATE als Speicheldrüsen bezeichnet, dorsal der Radula gegenüber und sind nach vorn und oben gerichtet, so dass weder ihre Form noch ihre Lage für eine Homologie mit den Speicheldrüsen der Solenogastren spricht; da ich sie auch funktionell nicht für Speicheldrüsen halte, so bin ich überzeugt, dass die Vorderdarmdrüsen von Solenogastren und Chitonen einander nicht homolog sind. Dass die »Zuckerdrüsen« der letzteren dem entodermalen Theile des Verdauungstraktes angehören und somit nicht als Speicheldrüsen aufzufassen sind, werde ich weiterhin näher begründen.

Während bei Solenogastren es meistens leicht fällt, die Abgrenzung des ektodermalen Vorderdarmes gegen den Mitteldarm festzustellen, ist über diese Grenze bei Chitonen noch nicht genügend Klarheit und Übereinstimmung zu erzielen gewesen, meine Ansicht habe ich im Anschluss an die Beschreibung des Verhaltens bei Chitonen dargelegt.

Der Mitteldarm der Solenogastren erstreckt sich meistens mehr oder weniger weit über die Einmündung des Vorderdarmes hinaus nach vorn, so dass diese Einmündung nicht am Vorderende, sondern an der Ventralseite des Mitteldarmes liegt. Von einem solchen Verhalten ist bei Chitonen nichts wahrzunehmen, bei denen sich das Hinterende des Vorderdarmes in das Vorderende des Mitteldarmes öffnet.

Während der Mitteldarm der Solenogastren in der Regel sich als weites, gerades, im größten Theil seines Verlaufes mit gleichmäßigen, seitlichen, drüsigen Aussackungen versehenes Rohr darstellt, das nur hinten zwischen den Zwittergängen auf eine ziemlich kurze Erstreckung sich verengt, ist derjenige der Chitonen vollkommen verschieden beschaffen, indem der ziemlich enge Anfangstheil mit einer starken, paarigen, eingefalteten Drüse ausgestattet ist, sich alsdann in den stark erweiterten, sackförmigen Magen öffnet, in den die paarige Leber ihr Sekret ergießt, worauf ein langer, enger, mehr oder weniger stark in Schlingen gelegter Theil folgt.

Die Differenz ist so groß, dass man nur hypothetisch sich über die Ableitung der einen Form von der andern äußern kann. Den Darm der Solenogastren von dem der Chitonen herzuleiten, erscheint mir ganz unmöglich, da die Differenzirung des letzteren um Vieles höher ist.

Die Zuckerdrüsen wird man jedenfalls, eben so wie die Leber auf die seitlichen Drüsensäcke der Solenogastren zurückführen dürfen, indem die physiologische Differenzirung durch die Lage und auch durch die veränderte Ernährung (Übergang zu Pflanzennahrung) bedingt ist. Die Einfaltung der Zuckerdrüsen nach innen und die nach außen vortretenden Acini der Leber sind meiner Ansicht nach nicht principiell verschieden, sondern mehr durch Anpassung an die Raumverhältnisse bedingt, indem die Zuckerdrüsen, die zwischen der Buccalmuskulatur und dem Magen eingeengt sind, sich nicht so ausbreiten konnten, wie die Leber, die zwischen den Darmwindungen genügend Raum hatte, äußere Fortsätze zu entsenden.

Die Vorgänge, die von dem Verhalten des Mitteldarmes der Solenogastren zu dem der Chitonen hinüberführen, sind die folgenden:

Verengerung und Verlängerung, verbunden mit einer Aufwindung des Darmrohres und Differenzirung der drüsigen Anhänge nach Funktion sowie nach der Form, indem sie mehr oder weniger lange und enge, baumförmig verästelte Gebilde werden (Leber) oder sich zu sackförmigen, weiten, nach innen eingefalteten Anhängen gestalteten (Zuckerdrüsen), so dass ein Leberacinus etwa einer Aussackung von Solenogastren entsprechen und vermuthlich jeder Sack der Zuckerdrüsen einer Mehrzahl solcher Ausbuchtungen äquivalent sein würde.

Während die Kloake der Solenogastren zweifellos eine ektodermale Höhle, ein Proktodäum, ist, bleibt es für die Chitonen zweifelhaft, ob der kurze Endtheil, der die hintere Leibeswand durchsetzt, als ein solches anzusehen ist; sollte sich das herausstellen, so würde es allein dem der Solenogastren homolog sein, wenn nicht, so würde den Chitonen ein Proktodäum überhaupt fehlen.

Von einer Homologie der Kiemenhöhlen beider Thiergruppen zu sprechen, ist bei der von mir vertretenen Auffassung (p. 302) unmöglich, da die von Solenogastren (*Chaetoderma*) eine ektodermale Einstülpung, analog dem Atrium am Vorderende, die von Chitonen eine Rinne zwischen dem mittleren Theil der Ventralseite, der in den Fuß umgewandelt ist, und den herabgebogenen Seitentheilen des Körpers darstellt.

Damit steht in Zusammenhang, dass auch die Kiemen, welche in diesen Höhlen liegen, nicht homolog sind, die der Chitonen sind Fortsätze an der Unterseite des Notäums, die der Solenogastren (*Neomenia*, *Paramenia*) Fältchen der Kloakenwand, aus denen sich nur bei *Chaetoderma* ein Paar von fiederförmigen Kiemen herausgebildet hat, das theils durch seine Lage zwischen Darmende und Zwitterdrüsenmündungen, theils durch seine eigenartige Muskulatur, auch durch das Fehlen von SPENGEL'schen Organen sich als eine ganz ohne Äquivalent dastehende Bildung zu erkennen giebt.

Auch das Blutgefäßsystem ist sehr verschieden, indem nur die Herzkammer und die Aorta in beiden Thiergruppen übereinstimmen, allerdings so vollkommen, dass ihre Homologie nicht zweifelhaft sein kann. Doch schon die Vorhöfe sind ganz verschieden: der von Solenogastren einheitlich, median, hinter der Kammer gelegen, in die er durch eine Öffnung sich ergießt, bei Chitonen paarig, seitlich von der Kammer gelegen und durch paarige Ostien mit dieser zusammenhängend. Das ist natürlich eine Folge der verschiedenen Ausbildung und Lage der Kiemen, indem die Kloakenfalten mancher Solenogastren als einheitliche Bildung gelten können und hinter dem Herzen liegen, die der Chitonen paarig und seitlich vom Herzen gelegen sind.

Noch viel bedeutender ist die Differenz im übrigen Theile des Gefäßsystems, denn während dieser bei Chitonen ziemlich komplicirt ist und das Blut in einer Reihe verschiedener Bahnen zum Herzen zurückführt, wie PLATE gezeigt hat, ist bei Solenogastren eigentlich nur ein mehr oder weniger weites, zusammenhängendes Hämocöl zwischen Darm und Hautmuskelschlauch vorhanden, so das man hier wohl die niedrigste Stufe vor sich hat, auf der ein Blutgefäßsystem überhaupt stehen kann. Nur für den »Mediansinus« im Fuße der Chitonen liegt bei Solenogastren ein Äquivalent vor in dem über der Bauchrinne gelegenen, dreieckigen Theile des Hämocöls, der durch die Transversalmuskelbündel und die queren, ventralen Bänder unvollkommen abgegrenzt wird.

Auch das Blut selbst ist verschieden, indem bei Solenogastren rothe Blutkörper vorhanden sind, die bei Chitonen fehlen.

Sehr wichtig sind die Unterschiede des Keimdrüsen- und Nierenapparates; denn wenn auch die Keimdrüsen selbst und auch das Pericardium beider Thiergruppen sicher homolog sind, verhalten sich die Ausleitungswege doch außerordentlich verschieden, indem bei Solenogastren das Pericardium einen Theil derselben darstellt und diese nur für die Ausleitung der Keimstoffe verwendet werden, wofür auch ihr drüsiger Endtheil (Schalendrüse) allein dient, während bei Chitonen die Keimdrüsen ihre eigenen Ausführungsgänge haben und vom Pericardium vollkommen getrennt sind, so dass die von diesem ausgehenden Gänge nichts mehr mit der Ausleitung der Keimstoffe zu thun haben und sich an eine andere Funktion, die Erzeugung exkretorischer Stoffe, angepasst haben.

Allgemein wird das Pericardium mit den Nephridien der Chitonen und der Mollusken überhaupt als ursprünglich mit den Keimdrüsen in Zusammenhang stehend angesehen, demnach hat man es von einem Verhalten herzuleiten, das im Wesentlichen mit dem von Solenogastren übereinstimmt. Unverständlich ist mir, dass PELSENEER die Renogenitalorgane von Chitonen für ursprünglich, die von Solenogastren für weiter differenzirt erklären konnte, denn sowohl die Abtrennung der Keimdrüsen vom Pericardium, als auch die Ausbildung besonderer Ausleitungswege und die Umwandlung der ursprünglichen Gänge in Nieren sind zweifellos sekundäre Veränderungen, durch welche das Verhalten der Chitonen aus dem ursprünglichen abzuleiten ist. Dass die Keimdrüsen der Solenogastren zwitterig, die der Chitonen getrennt geschlechtlich sind, sei nur der Vollständigkeit wegen erwähnt.

Recht schwierig scheint mir das Verständnis der phyletischen Entstehung der Keimdrüsengänge der Chitonen zu sein. Diese sind nach ihrem Bau und nach ihrer ontogenetischen Entstehung als äußere Einstülpungen aufzufassen — wie soll man sich das phylogenetisch vorstellen, dass sich zwei tiefe Einstülpungen entwickelten, die mit dem Hinterende der Keimdrüsen in Verbindung traten? Ohne dass ich damit eine Homologie behaupten will, möchte ich nur darauf hinweisen, dass auch die drüsigen Endtheile der Spermoviducte von Solenogastren höchst wahrscheinlich ektodermalen Ursprungs sind und dass bei den aus ihnen hervorgegangenen Nieren der Chitonen ein entsprechender Abschnitt fehlen dürfte. Hat dieser sich rückgebildet oder wäre es möglich, dass die nach vorn gerichtete Schlinge der Spermoviducte sich mit dem Hinterende der Keimdrüse direkt in Verbindung gesetzt und erst später so umgewandelt hätte, dass der ektodermale Bestandtheil mit der Keimdrüse in Verbindung blieb, der proximale Theil dagegen eine besondere Ausmündung erhielt? Sehr wahrscheinlich erscheint mir das freilich nicht; wie ich p. 297 angegeben habe, nehme ich eher an, dass die Ausführungsgänge der Keimdrüse nach der Trennung vom Pericardium ursprünglich bis zur Oberfläche reichten und erst sekundär durch ektodermale Einziehungen, welche der Schalendrüse von Solenogastren nicht homolog sind, ersetzt wurden.

Auf die Entwicklung will ich weiter nicht eingehen; PRUVOT hat auf die Unterschiede der Ontogenie von Solenogastren und Mollusken zur Genüge hingewiesen. Es ist offenbar reiner Zufall, dass das letzte von ihm gesehene Stadium von *Myzomenia banyulensis* sieben Rückenschuppen hatte, welche als Homologa der zuerst angelegten sieben Schalenstücke von Chitonen angesehen wurden. Da das erwachsene Thier Kalkschuppen besitzt, so sind solche vermuthlich auch beim jungen vorhanden, natürlich erst in geringer Zahl. *Rhopalomenia* soll in der Jugend auch Kalkschüppchen besitzen, die den ganzen Körper bis auf die Bauchrinne umgeben, und erst später treten die Stacheln auf, die das fertige Thier kennzeichnen.

Da ich weiterhin die ganze Verwandtschaft der Solenogastren erörtern will, sei hier nur zusammenfassend bemerkt, dass fast in allen Organen die Chitonen eine sehr viel höhere Entwicklungsstufe erreicht haben als die Solenogastren und zwar in der Richtung auf die Conchiferen hin, so dass die großen Unterschiede beider Thiergruppen als weitere Annäherung der Chitonen an den Molluskentypus aufgefasst werden müssen.

Die ältesten Gastropoden.

Es ist gegenwärtig kaum mehr zu bezweifeln, dass die Molluskenordnungen mit ihren Wurzeln in Zusammenhang stehen, daher darf man bei Vergleichen nur die phyletisch ältesten Formen berücksichtigen, welche am Leben geblieben sind; je mehr solche primitiven Formen ausgestorben sind, desto schwieriger wird der Vergleich. Daher ist es von größter Wichtigkeit, die primitivsten Gattungen aufzufinden. Unter den Gastropoden ist das besonders darum wichtig, weil bei ihnen bald gewisse Veränderungen auftreten, in Folge deren ein direkter Vergleich mit anderen Mollusken leicht zu falschen Resultaten führen würde.

Zwar ist im Ganzen bereits erkannt worden, dass die mit zwei Kiemen ausgestatteten Prosobranchien sehr primitiv sind, doch werden daneben häufig auch die Patelliden genannt und direkt besonders mit den Chitonen verglichen, und auch die Zweikiemer sind in mancher Hinsicht noch so von einander verschieden, dass es nöthig ist, auch unter ihnen noch die modificirteren von den primitiveren zu unterscheiden.

Ich will nun gleich von vorn herein betonen, dass die Zygobranchien mit Spiralschale mit den beiden Gattungen *Pleurotomaria* und *Haliotis* bei Weitem die primitivsten Gastropoden sind, während die Fissurelliden und besonders die Patelliden höher und abweichend differenzirt sind. Das will ich für einige der wichtigsten Organe nachzuweisen versuchen.

Bezüglich der Körper- und Schalenform könnte man daran denken, dass flache napfförmige Thiere den hohen spiral gewundenen vorausgegangen sein werden; das ist wohl richtig, aber diese flachen Gastropoden sind noch ungedreht gewesen, und von ihnen ist gegenwärtig nichts erhalten. Für das Zustandekommen der den Prosobranchien eigenthümlichen Drehung muss aber nothwendig die Existenz einer Spiralschale vorausgesetzt werden, wie ich kürzlich aus einander gesetzt habe (57, 58).

Hescheler hat dann (21) wieder gemeint, die Drehungshypothese Lang's hätte noch am meisten für sich, weil die rechte Kieme von *Pleurotomaria*-Arten mehr oder weniger kleiner ist als die linke, was einem schon vor der Drehung vorhanden gewesenen Zustande entspräche.

Dem muss ich Folgendes entgegenhalten. Wie Hescheler selber angiebt, ist bei der höher entwickelten *Scissurella* die rechte Kieme noch mehr verkleinert, dabei die Mantelhöhle nach rechts verschoben, bei Trochiden ist die rechte Kieme ganz rückgebildet, bei Fissurelliden dagegen ist sie eben so groß wie die linke und die Mantelhöhle liegt symmetrisch über dem Nacken. Es scheint mir hieraus logischer Weise nur geschlossen werden zu können, dass die Form der Mantelhöhle bei spiralgewundenen Schnecken der linken Kieme günstiger ist als der rechten, während die napfförmige Schale der Fissurelliden beiden gleich günstig ist, nur daher neigt bei jenen die rechte zur Rückbildung. Der Lang'schen Theorie entsprechend müssten alle ursprünglich links gelegenen Theile in der hinteren Körperhälfte ungünstig beeinflusst und mehr oder weniger reducirt sein; ohne Zweifel gehört zu diesen Organen auch die ursprünglich links gelegene Niere — nun ist aber diese bei den Zygobranchien bekanntlich sehr viel stärker entwickelt als die andere. Daraus kann sicherlich nur geschlossen werden, dass diese Unterschiede der beiden Seiten sich erst nach der Drehung ausgebildet haben.

Auch sonst hat die Lang'sche Theorie sehr wichtige Lücken und Mängel, die ich glaube durch meine Änderungen beseitigt zu haben, so hat sie nicht erklärt, warum die Schale sich nach links, statt etwa nach rechts geneigt hätte und warum die Verschiebung der Mantelhöhle nach vorn auf der rechten Seite stattgefunden hat, auch nicht, wie es denkbar ist, dass diese Verschiebung gerade bei den ältesten Formen am weitesten gegangen ist und bei den höheren wiederum zurückgeht. Dieses und manches Andere erklärt bisher nur meine Theorie, die ich daher gegenwärtig als die plausibelste bezeichnen darf.

Simroth (44) hat angenommen, dass die ältesten Gastropoden Begattungsorgane besessen haben und dass durch sie eine Asymmetrie herbeigeführt sein könnte. Dazu stimmt zunächst nicht, dass gerade die alleraltesten, spiraligen Formen ein Kopulationsorgan nicht besitzen, sodann dass ein solches bei Rhipidoglossen hauptsächlich gerade bei mehr oder weniger flachen, patellenförmigen Thieren auftritt (*Cocculina*, Neritiden, *Puncturella*). Meiner Meinung nach ist diese Hypothese für die Erklärung der Asymmetrie überflüssig; allein durch die Asymmetrie der Keimdrüsen, d. h. durch die Rückbildung der rechten, kann in befriedigender Weise die Entstehung der Spiralschale und weiterhin die Herumdrehung der Schale, des Mantels und aller daran haftenden Organe erklärt werden. Wenn Hescheler (21) meint, der Mantel hätte sich nicht herumgedreht, so ist nur daran zu erinnern, dass die Innervirung und doch wohl auch die Ontogenie ganz klar beweist, dass er sich herumgedreht und sogar seine Innervirungscentren, die Parietalganglien, mitgenommen hat, wie ja überhaupt Schale, Kiemen, Hypobranchialdrüsen etc. sich doch unmöglich nach vorn verschieben können, ohne dass der Mantel mitgeht.

Auch darin stimmt meine Hypothese mit der auf paläontologische Funde basirten Annahme überein, dass die Form der *Pleurotomaria*-Schale derjenigen der primitivsten erhaltenen Gastropoden entspricht. Der Schalen- und besonders der Mantelschlitz verflacht sich allmählich, wie es bei heute lebenden Arten der Gattung festgestellt ist, und das führt zu den Trochiden hin, bei denen diese Einschnitte verschwunden sind. Dagegen ist der Mantelschlitz sehr gut entwickelt bei *Haliotis*, während der Schalenschlitz wie bei der ausgestorbenen *Polytremaria* sich in eine Reihe von Löchern umgewandelt und die Schale sich mehr oder weniger stark verflacht hat und ohrförmig geworden ist.

In ähnlicher Weise haben sich in Anpassung an das Strandleben die symmetrischen Fissurelliden entwickelt, unter denen *Emarginula* die primitivste Schalenform haben dürfte. Indem sich der Schalenschlitz am Rande schließt, entsteht in der Nähe des Wirbels ein Loch (*Puncturella*), und das führt zu der Schalenform von *Fissurella* hin; in dieser Gattung ist die Untergattung *Macroschisma* mit großem Loch und kleiner Schale die Endform, während andererseits der Schlitz von *Emarginula* sich verflacht und ganz verschwindet, wie bei *Subemarginula* und *Clypidina*, deren Schale ganz patellenförmig ist.

Auch die Docoglossen schließen sich an ähnliche Zygobranchien an. Ihre Schale ist bald ziemlich tief, bald sehr flach, doch entspricht die zunehmende Verflachung nicht der phyletischen Entwicklung.

Auch unter den Trochiden giebt es eine Reihe mit flacher Schalenform, die symmetrische *Broderipia* ist hier die extremste Gattung; ähnlich verhält es sich mit den Neritiden, unter denen *Navicella* und *Scutellina* flach und patellenförmig werden, während die Helicinen das Wasser verlassen und die Gattung *Proserpina* ihren Deckel verliert und den Heliciden ähnlich wird.

Wichtig ist das Verhalten der Kiemen bei den Rhipidoglossen und Docoglossen, doch bisher noch ungenügend geklärt. Bei den spiralgewundenen Formen liegt die linke Kieme am Schalenumfange und erhält schon dadurch allein eine bedeutendere Größe als die rechte, welche außerdem wahrscheinlich durch die Nachbarschaft des Spindelmuskels ungünstig beeinflusst wird. Indem die nach vorn verlagerte Kiemenhöhle zugleich mit der Aufthürmung der Schale sich sehr vertieft und verschmälert, wird der Raum für zwei Kiemen zu beschränkt und die günstiger gelegene linke dehnt sich auf Kosten der anderen mehr und mehr aus, bis die rechte schließlich ganz verschwindet, wie es bei Trochiden der Fall ist.

Haliotis ist schon sehr frühzeitig von *Pleurotomaria* abgezweigt; die flache Form war der Erhaltung beider Kiemen günstig, von denen die linke nur wenig an Größe überwiegt. Die große Länge derselben dürfte ein Erbtheil von der höher gewundenen *Pleurotomaria* sein. Ähnlich ist es bei Fissurelliden, die sehr lange Kiemen in symmetrischer Lage besitzen, daher ist die Größendifferenz ausgeglichen. Bei *Fissurella* bleiben beide an der Medianseite in ganzer Länge frei wie bei *Haliotis*, während mit der Rückbildung des Mantelschlitzes bei *Emarginula*, *Parmophorus* etc. der Medianrand sich in größerer oder geringerer Ausdehnung dem Mantel anheftet.

Bei Docoglossen ist dem gegenüber die Kiemenhöhle, die symmetrisch über dem Nacken liegt, sehr verflacht, während die Kiemen sich verschieden verhalten, da sie bei Patelliden aus einem Kranz von Blättchen an der Unterseite des Mantels bestehen, während die Acmäiden eine asymmetrische Nackenkieme und die Lepetiden gar keine besitzen. Es liegt nun wohl nahe, die Nackenkieme der Acmäiden der linken Kieme von Zygobranchien zu vergleichen, indessen halte ich sie dieser für nicht homolog, sondern nur für analog, und zwar aus folgenden Gründen, die sich zumeist aus dem Verhalten bei Patelliden ergeben. Bei diesen sind zwei symmetrische Papillen vorhanden, deren Struktur schon wiederholt beschrieben worden ist. Bei *Ancistromesus mexicanus* beschreibt DALL (9) sie kurz folgendermaßen: The surface is cellular or transversely corrugated like an abortive miniature gill, and even appears as if it were porous. They lose color and contract strongly in alcohol (in Fig. 96 ist die rechte Papille eingezogen). Wenn man dieses Verhalten der Patelliden von dem der Acmäiden herleiten wollte, würde man zugeben müssen, dass die Symmetrie und die gleiche Ausbildung der beiden Papillen der Patelliden ganz unerklärbar wäre, indem unmöglich die Kieme sich zu einem ganz ähnlichen Rudiment rückbilden kann, wie die bei Acmäiden nur in Form eines kleinen Sinneshügels erhaltene rechte der Zygobranchien. Ich halte es vielmehr für einzig und allein möglich, die Nackenpapillen der Patelliden für Reste der beiden verloren gegangenen Kiemen der Zygobranchien zu halten, welche in Folge der Ausbildung der Mantelkiemen sich rückgebildet haben, worauf die Kiemenhöhle sich verflacht hat. *Ancistromesus* steht in dieser Hinsicht wie in anderen Organen der Ausgangsform der Patelliden am nächsten. Während hier neben dem Sinneshügel, einem Reste des Osphradiums, noch Rudimente der Kiemen selbst vorhanden sind, sind diese bei Acmäiden und Lepetiden verschwunden, dagegen ist bei den ersteren als Neubildung die Nackenkieme entstanden, diese also nicht homolog mit einer der Kiemen von Zygobranchien.

Wegen der symmetrischen Lage der beiden Nackenpapillen, die hierin den Kiemenganglien der Fissurelliden entsprechen, ist es am wahrscheinlichsten, dass diese beiden Gruppen sich von einer gemeinsamen Ausgangsform mit einer symmetrischen Kiemenhöhle herleiten, in welcher jederseits eine Kieme lag, wie bei Fissurelliden. Bei diesen liegt am Mantelansatz ein ringförmiger, faltenförmig vorspringender Blutsinus (59), wie ich bei *Emarginula elongata* sehe, aus welchem sich wahrscheinlich der Kiemenkranz der Patelliden entwickelt hat, dessen Blättchen bei *Ancistromesus* noch unregelmäßig geformt, bei *Nacella* nach B. HALLER am Grunde eingeschnürt und dadurch selbständiger geworden sind, auch ein »Kiemenblattherz« erhalten haben. Ich finde sie bei einer *Helcioniscus*-Art verhältnismäßig bedeutend größer als bei *Ancistromesus*. An der Stelle, wo der Mantelrandsinus in das Herz mündet, hat sich dann bei den meistens bedeutend kleineren Acmäiden wahrscheinlich aus einer vom Mantel entspringenden Lamelle, die gefiederte Nackenkieme entwickelt und wiederum die Ringkieme entbehrlich gemacht, die bei manchen Arten noch in deutlichen Resten erhalten sein soll (DALL, HALLER). Diese

Nackenkieme ist nur mit ihrer Basis dem Körper angeheftet und im Übrigen vollkommen frei, schräg nach rechts oder ziemlich gerade nach vorn gerichtet (Fig. 97), während die Kiemen der Zygobranchien nur an der Spitze frei sind. Auch im Querschnitt ist jene von diesen recht verschieden, mehr den Kiemen der Chitoniden ähnlich gebaut und im Ganzen primitiver als jene der Zygobranchien (Fig. 111). Kiemenstäbchen fehlen. Das Vas efferens ist nach Haller eine Abzweigung des Mantelsinus, was sehr für meine Auffassung spricht. Das am Grunde der Kieme gelegene Osphradium ist eben so beschaffen wie das der rechten Seite; Dall sagt von ihnen: They are not especially related to the Acmaean gill either in position or development (9, p. 410). In der That beweist das Vorhandensein zweier gleicher Hügel, dass sie von der Kieme unabhängig sind, wie denn auch eine freilich nur kleine Strecke des Mantels das linke von der Kieme trennt (Fig. 114), während bei Zygobranchien der Sinnesstreifen auf der Kiemenrhachis gelegen ist.

So scheint mir Alles dafür zu sprechen, dass die Nackenkieme der Acmäiden eine Bildung sui generis ist, nicht homolog der linken Kieme der Fissurelliden. Auch würde es kaum zu erklären sein, wenn man die ersteren von den letzteren herleiten will, warum in der genügend breiten Mantelhöhle die eine Kieme sich rückgebildet haben soll.

Die sehr kleinen Lepetiden haben die Kranzkieme verloren. Die Gegenwart zweier Kiemen bei *Propilidium* ist mehr als zweifelhaft. Ich halte es für wahrscheinlich, dass die Lepetiden aus derselben Wurzel wie die Acmäiden abgezweigt sind, bei der die Nackenkieme noch nicht zugegen war.

Während die Kieme der Trochiden durch theilweise Verwachsung mit dem Mantel unter Rückbildung der oberen Blättchenreihe sich weiter entwickelt hat, ist diejenige der Neritiden auffälliger Weise ähnlich der Acmäiden-Kieme beschaffen, so dass diese von jener nicht hergeleitet werden kann, da sie auf einer viel tieferen Entwicklungsstufe steht. Da ich ganz im Unklaren bin, an welche Rhipidoglossen sich die Neritiden zunächst anschließen, so fehlt mir jeder Anhalt zu einer Erklärung dieses Verhaltens. Sicherlich ist es höchst auffällig, dass die Kieme der Neritiden vom linken Mantelnerv innervirt wird, während dieser bei Trochiden keine Beziehung zur Kieme hat (5). Die landbewohnenden Helicinen haben die Kieme ganz verloren.

Eins der wichtigsten Organe der ältesten Gastropoden ist das

Epipodium, das bei *Haliotis* am vollständigsten entwickelt ist und sich bei den übrigen Rhipidoglossen schrittweise rückbildet, bei Docoglossen ganz fehlt, da die Falte am Fuße von *Patina pellucida* und einigen anderen Patelliden eine ganz andere Bedeutung hat (51^I, 6). Die gewaltige Entwicklung desselben bei der zweifellos höchst primitiven *Haliotis* zwingt zu der Annahme, dass hier ein von den Vorfahren ererbtes Organ vorliegt, das bei Gastropoden stark zur Rückbildung neigt; die Ansicht, dass erst die Gastropoden das Epipodium erworben haben, ist daher mit Entschiedenheit zurückzuweisen.

Ursprünglich ist das Epipodium eine starke seitliche Falte, die vom Kopfe bis zur Analgegend — vor der Drehung — hinzieht, am Rande mit zahlreichen Tentakeln und mit Sinneshügeln (Seitenorganen) in unregelmäßiger Anordnung besetzt ist und an deren Ansatz ein starkes Blutgefäß verläuft. Bei Fissurelliden sind nur die Tentakel erhalten, nachdem die Falte sich rückgebildet hat, während bei *Pleurotomaria* und Trochiden sich meist die Falten erhalten haben, die mit zum Tragen der Schale, gelegentlich auch zu anderen Zwecken verwendet werden, doch sind nicht selten auch Tentakel vorhanden, an deren Grunde die Seitenorgane, eben so wie bei Fissurelliden, lokalisirt sind. Bei Neritiden ist das Epipodium nur noch durch kleine Fältchen, die vom Kopf eine Strecke weit nach hinten ziehen, angedeutet. Ob ähnliche Falten bei höheren Gastropoden, z. B. bei *Ianthina*, überhaupt dem Epipodium homolog sind, erscheint mir keineswegs zweifellos.

Bei Patelliden findet sich jederseits ein Sinnesstreifen, der in der Nähe des Osphradiums entspringt und um das Vorderende des Fußretraktors herumzieht; ich hielt dieselben zuerst für Fortsetzungen der Osphradien, habe mich dann jedoch überzeugt, dass sie besondere Sinnesorgane darstellen, die ich als subpalliales Sinnesorgan bezeichne (Fig. 112), innervirt von einer Abzweigung des Mantelnervs (53). Da Boutan (6) erwogen hat, ob hier ein Rest des Epipodiums vorliegt, so ist es wichtig, dass bei *Haliotis* an ähnlicher Stelle, nur mehr dem Mantelansatz genähert, ein ganz ähnlicher Sinnesstreifen vorhanden ist (Fig. 86, 87), dessen Homologie mit dem der Patelliden kaum zweifelhaft sein kann.

Bei *Emarginula elongata* wird dieses Sinnesorgan jederseits durch einen rundlichen Sinneshügel dargestellt, der seitlich vom Hinterende des Osphradiums und des Kiemenganglions liegt, ohne Zusammenhang mit dem ersteren.

Da das subpalliale Sinnesorgan den Acmäiden fehlt, so erblicke ich in seiner Anwesenheit bei Patelliden, die es von den Zygobranchien ererbt haben, einen starken Grund für die Ursprünglichkeit der Patelliden gegenüber den Acmäiden. Auch bei Lepetiden finde ich es nicht.

Bei *Patina pellucida*, eben so bei einigen Acmäiden und wahrscheinlich auch bei anderen Patelliden ist noch ein anderer Streifen eines sensiblen Epithels vorhanden, der von dem linken Osphradium ausgeht und an der Innenseite des Fußretraktors emporzieht, in den Mantel eintritt und an dessen Unterseite eine Strecke weit nach vorn und der Mitte hin zu verfolgen ist (Fig. 112). Bei *Acmaea* (*Collisella*) *viridula* hebt sich dieser Streifen durch seine weiße Farbe von der dunkelbraunen Umgebung ab, so dass sein Verlauf deutlich sichtbar ist. Er wird von einem gangliösen Nerven begleitet, auf dessen Bedeutung ich später eingehen werde.

Merkwürdigerweise geht auch von der Kieme der Neritiden ein Sinnesstreifen aus, der nach vorn bis über das Ende des Fußretraktors hinaus zieht und aus einem Fältchen in einer Einsenkung, die auch von dem sensiblen Epithel bekleidet wird, besteht (Fig. 117, 118), unter welchem ein starker, etwas gangliöser Nerv verläuft. Eine Homologie dieses Streifens mit dem der Docoglossen ist wegen der verschiedenen Innervirung auszuschließen, vielleicht ist er als das linke Subpallialorgan anzusehen, doch erscheint mir auch das recht zweifelhaft.

Dem, was wir über die Osphradien wissen, habe ich nichts von Belang hinzuzufügen. Ich will nur betonen, dass sie bei Zygobranchien durch je einen Streifen eines sehr hohen, charakteristischen Sinnesepithels über dem freien Theil des Vas efferens, also an der Außenseite der Kiemenrhachis dargestellt werden. Über dem Vas efferens der Acmäiden- und Neritidenkieme ist zwar auch ein höheres sensibles Epithel vorhanden, doch scheint mir dieses von den typischen Osphradien deutlich verschieden zu sein.

Die Nackenpapillen von *Patella*, *Patina* und Acmäiden sind schon beschrieben; die von *Ancistromesus* müssten an sorgfältig konservirtem Material, das mir nicht zu Gebote stand, näher untersucht werden. Die Lepetiden haben an ihrer Stelle nur ein paar unbedeutende Epithelhügel.

Die weit offenen Augenbecher der Patelliden halte ich gegenüber denen von *Haliotis* schon für rückgebildet in Folge der Lage unter der Schale, und diese Rückbildung ist bei Lepetiden vollständig geworden; *Cryptobranchia alba* hat an ihrer Stelle nur ein Paar enger pigmentloser Epitheleinstülpungen.

Die Kopftentakel von *Haliotis*, die am Vorderende der Epipodialfalten stehen, haben ganz denselben Bau wie die zahlreichen Epipodialtaster, so dass es nahe liegt, an einen genetischen Zusammenhang beider zu denken. Bei *Haliotis tuberculata* und bei manchen Trochiden sind sie mit sehr zahlreichen kleinen Zöttchen besetzt, doch habe ich bei *Haliotis iris* diese Zöttchen vermisst, hier sind die Tentakel wie die Epipodial- und Kopftaster bei Fissurelliden und die Mantel- und Kopffühler von Docoglossen glatt, doch in Folge der Kontraktion meist mit Querfalten versehen. Die bei *Haliotis* und Trochiden vorhandene Kopffalte zwischen den beiden Fühlern fehlt den Fissurelliden, den Docoglossen und Neritiden.

Dass die Seitenorgane bei *Haliotis* nicht nur auf dem Epipodium vorkommen, sondern auch an den Seitentheilen des Fußes und am Kopfe zerstreut sind, kann nur als primitives Verhalten gedeutet werden gegenüber der Lokalisirung derselben am Grunde der Epipodialtaster von Fissurelliden und Trochiden. Bei den letzteren scheinen die Sinnesorgane des Epipodiums manche besonderen Ausbildungen zu zeigen, doch kann ich wegen schlechter Konservirung des Materials keine näheren Angaben darüber machen.

Endlich ist hier zu erwähnen, dass ein deutlich ausgebildetes subradulares Sinnesorgan wie bei Chitonen und *Dentalium*, allen von mir untersuchten Gastropoden fehlt, wenngleich die von den Labialganglien entspringenden Nerven, die denen der Chitonen homolog sind, von mir nicht nur bei *Haliotis* (48) (Fig. 83), sondern auch bei *Emarginula* und Docoglossen aufgefunden sind. Die Beschaffenheit des subradularen Blindsackes werde ich weiterhin beschreiben.

Das Nervensystem der Rhipidoglossen und Docoglossen ist zwar in der Hauptsache bekannt, doch muss ich noch einige wichtige Punkte erörtern. Lacaze-Duthiers (27) hat das Nervensystem von *Haliotis* beschrieben, doch den histiologischen Bau zu wenig gekannt, so dass es ihm entgangen ist, dass das Ganze, besonders die Pedalstränge, gangliös ist. Seine Auffassung, dass die Pedalstränge auch die ursprünglichen Mantelnerven enthalten, ist von ihm und seiner Schule auch beibehalten worden, nachdem festgestellt worden ist, dass jeder Pedalstrang ein einheitliches Gebilde ist.

Den vorderen Theil des Nervensystems habe ich dann nach einer Schnittserie durch ein junges Thier untersucht und beschrieben (48, p. 398). Der Schlundring verhält sich ganz ähnlich wie bei Chitonen; von den seitlichen Anschwellungen, welche die Cerebralganglien darstellen, gehen die Augennerven, die Nerven zu den großen

Tentakeln und ein paar Epipodialnerven ab, außerdem noch ein solcher zur dorsalen Leibeswand, die Lippennerven dagegen entspringen von dem ventralen Abschnitt, welcher sich in die »Labialkommissur« fortsetzt. Hinter den Cerebralganglien entsendet die letztere das Buccalkonnektiv (Fig. 83 *bc*) und einen Subradularnerven (*nsr*) jederseits. Jedes der beiden Cerebropedalkonnektive — nicht, wie LACAZE-DUTHIERS angegeben hat, das dorsale Cerebropleuralkonnektiv — entsendet zwei Epipodialnerven und zwei dorsale Nerven (Fig. 83). Von den letzteren ist es mir sehr wahrscheinlich, dass sie zur dorsalen Leibeswand, nicht zu den Eingeweiden, gehen; ein entsprechender Nerv entspringt auch vom vordersten Theile der Pleuropedalganglien noch vor den Otocysten; darauf folgen die beiden Mantelnerven und die Ursprünge der Visceralkommissur (l. c., Taf. XVI, Fig. 3).

Die Pedalstränge, deren weiteres Verhalten ich damals nicht beschrieben habe, hängen durch zahlreiche Kommissuren, welche im Gegensatz zu der vordersten die ventralen Hälften mit einander verbinden, zusammen. Von diesen ventralen Hälften, und zwar sowohl von ihrer Innenseite als auch von der Außenseite, entspringen die eigentlichen Fußnerven (Fig. 84 n_1), die sich über der Sohle verzweigen. Von der dorsalen Hälfte gehen seitwärts die zahlreichen Nerven (n_2) zum Epipodium, außerdem aber von ihrer Innenseite zahlreiche dorsalwärts gerichtete Nerven, die im mittleren Theile den Spindelmuskel, weiter hinten den dorsalen Theil des Fußes innerviren (n_3), also die Theile, welche über dem Epipodium gelegen sind.

Diese dorsalen Nerven, die von LACAZE-DUTHIERS nicht beschrieben und bisher meines Wissens überhaupt nicht genügend beachtet sind, halte ich für außerordentlich wichtig. Zunächst ist hervorzuheben, dass sie mit dem dorsalen Nervenpaar von den Cerebralganglien und mit denen von den Cerebropedalkonnektiven, ferner mit dem von dem Pleuropedaltheil entspringenden Paar und mit den beiden Mantelnerven eine Folge dorsaler Nerven bilden, welche den oberhalb des Epipodiums gelegenen Theil der Leibeswand innerviren. Hinten ist in Folge der Drehung die Eingeweidemasse von der Muskulatur getrennt; ursprünglich sind die dorsal vom Epipodium gelegenen Theile der letzteren nicht Bestandtheile des Fußes gewesen, eben so der obere Theil des Spindelmuskels.

Gleichviel aber, ob man diese Theile noch zum Fuße rechnen will oder nicht, in jedem Fall beweisen diese Nerven unwiderleglich die Unhaltbarkeit der Ansicht LACAZE-DUTHIERS' und seiner Schule, dass der obere Theil der Pedalstränge, der sich in die Cerebropleuralkonnektive fortsetzt, den Lateralsträngen der Chitonen homolog ist, denn wir haben gesehen, dass diese dorsalen Nerven und eben so die Epipodialnerven nicht von den Cerebropleural-, sondern von den Cerebropedalkonnektiven entspringen.

Es ist sicherlich die einzige Möglichkeit, diese Thatsachen richtig zu erklären, die, dass man annimmt, die Cerebropedalkonnektive sind die ursprünglich einzigen Verbindungen der Cerebral- und Pedalganglien gewesen wie bei Chitonen und die seitlichen und dorsalen Nerven sind von ihnen, als sie noch ganglIöse Fortsetzungen der Pedalstränge waren, abgegangen, während die Cerebropleuralkonnektive erst später entstanden sind. Ferner beweisen diese Nerven, dass die Pedalstränge, wie ich schon früher betont habe, ursprünglich nicht rein pedaler Natur sind, sondern das Hauptcentrum des Leibes, und dass sie erst durch Rückbildung des Epipodiums mit seinen Nerven und eben so der Dorsalnerven sich allmählich mehr und mehr auf die Innervirung des Fußes beschränkt haben.

Endlich werfen diese dorsalen Nerven ein Licht auf die Entstehung der beiden Mantelnerven, die ursprünglich den übrigen gleichwerthig gewesen sein dürften und erst mit ihrer Verbreitung in dem sich allmählich entwickelnden Mantelrande eine größere Bedeutung erhielten; durch ihre Lage am Vorderende der Schalenmuskeln mögen sie vor den übrigen begünstigt gewesen sein.

Bei Fissurelliden und Docoglossen bilden sich die übrigen Dorsalnerven mehr und mehr zurück, während die beiden Mantelnerven durch die am Mantelrande entstandenen Sinnesorgane, besonders bei den letzteren, eine sehr viel stärkere Ausbildung erhalten.

Während also bei diesen Gruppen der Mantelrand sich weiter entwickelt, bildet sich das Epipodium zurück. Bei *Haliotis* ist sein Nervensystem noch sehr primitiv. Es stellt sich dar als ein sehr reiches Geflecht ganglIöser Nerven, in welchem in Folge der Ausbildung der Tentakel sich von diesen zu den Konnektiven, welche den Plexus mit dem übrigen Nervensystem (Cerebralganglien, Cerebropedalkonnektive, Pedalstränge) verbinden, quere stärkere Markstränge herausgebildet haben. Über dem am Ansatz des Epipodiums verlaufenden Blutgefäß ist eine Längsverbindung vorhanden. Bei verschiedenen Arten scheint dieser Plexus im Einzelnen sich ziemlich verschieden zu verhalten. Da er, wie gesagt, durchaus ganglIös ist, muss er in jedem Falle als Bestandtheil des centralen Nervensystems angesehen und bei Homologisirungsversuchen mit berücksichtigt werden; ihn hierbei ganz zu vernachlässigen ist vollkommen willkürlich, und falsche Resultate sind die Folge.

Mit der Falte bildet sich der Plexus bei Fissurelliden und einigen Trochiden zurück; wie sich das Nervensystem in den Falten von *Pleurotomaria* und manchen Trochiden verhält, ist mir nicht bekannt, doch scheinen die Sinnesorgane zuweilen sehr rückgebildet zu sein. Am Grunde der Epipodialtaster erhalten sich, wo solche vorkommen, kleine Ganglien, welche den Rest des Plexus darstellen; eine Längsverbindung dürfte ihnen stets verloren gegangen sein.

Die Visceralkommissur, die bei *Haliotis* von den durch eine sehr starke, gangliöse Kommissur zusammenhängenden Vorderenden der Pedalstränge entspringt, ist zunächst ein starker, gleichmäßiger Markstrang; bei *Haliotis* ist der Anfangstheil bis zu den Ecken, mit denen die Kiemenganglien verbunden sind, von gleichmäßiger Stärke, doch zeigen die Ganglienzellen bereits ein Bestreben, sich an diesen Ecken und am Anfangstheil zu koncentriren, was dann bei Fissurelliden und Docoglossen, sowie bei den höheren Gastropoden überhaupt, zur Ausbildung von Pleural- und Parietalganglien führt. Die Pleuralganglien enthalten auch die gangliösen Theile, von denen die Mantelnerven entspringen. Diese Ganglien zeigen bei den höheren Gastropoden — eben so auch bei anderen Mollusken — das Bestreben sich nach vorn zu verschieben und den Cerebralganglien zu nähern. Bei *Pleurotomaria* liegen die Anfänge der Visceralkommissur auch weiter vorn als bei *Haliotis*, und zwar auf beiden Seiten ungleich weit; hierin kann ich nur ein sekundäres Verhalten sehen, da es im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, dass diese Ursprünge zuerst von vorn nach hinten zu den Pedalsträngen, und dann wieder von hier nach vorn zu den Cerebralganglien gerückt sind. Außerdem weist der Umstand, dass die Pleuralganglien durch Faserstränge in der ersten Pedalkommissur unter einander verbunden sind, mit großer Deutlichkeit darauf hin, dass sie mit dieser ursprünglich in gleicher Höhe gelegen haben, wie es bei *Haliotis* der Fall ist. Die Asymmetrie bei *Pleurotomaria* dürfte darauf hinweisen, dass die hohe Schale mit den Verlagerungen, die sie zur Folge hat, in analoger Weise wie bei den höheren Gastropoden eine solche Verschiebung bewirkt hat, während die frühzeitig verflachte *Haliotis* die ursprüngliche Lage der Visceralkommissur beibehalten konnte.

Die Kiemenganglien sind bei *Haliotis* nicht der Visceralkommissur eingefügt, sondern stehen mit dieser durch kurze Konnektive in Zusammenhang; das muss durchaus als primitives Verhalten gelten.

Die Parietalganglien entstehen wie gesagt durch Koncentration der Ganglienzellen an den Ursprungsstellen dieser Konnektive und sind nicht mit den Kiemenganglien identisch, wie das von manchen Seiten aufgefasst worden ist. Die Kiemenganglien entsenden nach vorn den Nerv des Osphradiums und einen starken Kiemennerv, dagegen ist der Mantelnerv, der von jedem dieser Ganglien zu entspringen scheint, ihnen nur auf eine kurze Strecke angelagert und hat seinen eigentlichen Ursprung in der Visceralkommissur (Fig. 85, 86), was wieder ein ursprüngliches Verhalten darstellt. Diese Mantelnerven innerviren die Decke der Kiemenhöhle, und besonders den Rand des Mantelschlitzes mit den drei hier befindlichen Tentakeln. Sie sind schon von Lacaze-Duthiers beschrieben worden.

Mit der Rückbildung des Mantelschlitzes verlieren diese Nerven an Bedeutung. Bei Fissurelliden sind sie noch vorhanden. Wichtig ist ihr Verhalten bei den Docoglossen. Bei *Patina pellucida* — eben so dürfte es bei allen Patelliden sein — geht von dem linken Kiemenganglion ein von einem Streifen sensiblen Epithels begleiteter Nerv aus, der an der Unterseite des Mantels über einem großen Blutsinus schräg nach vorn und rechts hin verläuft und der sich demnach dem linken Mantelnerv von *Haliotis* so vollkommen ähnlich verhält, dass man an ihrer Homologie kaum zweifeln kann.

Bei Acmäiden, von denen ich daraufhin *Collisella digitalis* Esch. untersucht habe, ist dieser Nerv mit dem Sinnesepithel gleichfalls vorhanden. Bald nachdem er sich vom Osphradium getrennt hat, geht von ihm der Kiemennerv ab, der also hier eine Abzweigung des Mantelnervs ist, ähnlich wie die Kiemenvene vom Mantelsinus (Fig. 114). Das weist darauf hin, dass die Kieme der Acmäiden sich als eine Lamelle von dem großen Mantelsinus abgelöst hat und sekundär zu einem doppelt gefiederten Gebilde geworden ist, das den Ctenidien der Zygobranchien, besonders aber den Chitonidenkiemen ähnlich ist.

Die Kiemennerven sind bei Patelliden mit den Kiemen verschwunden, eben so auch der rechte innere Mantelnerv. Dass der linke mit dem Sinnesstreifen darüber erhalten geblieben ist, dürfte mit der Richtung der Wimperung in der Mantelhöhle zusammenhängen, die vielleicht von links nach rechts erfolgt, worauf die rechtsseitige Lage der After- und Nierenöffung hinweist. Dann könnte der Sinnesstreifen möglicherweise die Aufgabe haben, das einströmende Wasser zu prüfen.

Bei Neritiden ist, wie ich schon p. 325 erwähnt habe, der große linke Mantelnerv, der vom linken Pleuralganglion entspringt, in Beziehung zur Kieme getreten. Bei *Nerita pica* tritt dieser Nerv, nachdem sich der vordere Mantelnerv abgezweigt hat, in den Mantel ein (Fig. 117) und theilt sich in zwei unmittelbar über einander liegende Äste, von denen der obere nach hinten verläuft und in die Kieme eintritt, in deren rechter vorderer Kante er bis zur Spitze zieht, während der untere theils nach hinten bis zum Anfang der Kieme, theils nach vorn bis über das Ende des Fußretraktors hinaus bis in die Nähe des Randes verläuft und von dem p. 327 erwähnten Sinnesorgan begleitet wird, ohne aber mit dem Mantelrandnerv in Verbindung zu treten. Ähnlich verhält es sich bei *Scutellina cinnamomea*, doch theilt sich der Mantelnerv, der weiter nach hinten liegt als bei *Nerita*, unmittelbar am Ansatz der Kieme in den Kiemennerv und den nach vorn verlaufenden Nerv des Sinnesorgans am Mantel.

Dass die Labialganglien bei Docoglossen, insbesondere bei Lepetiden, stärker entwickelt sind als bei *Haliotis*, ist nicht, wie Pelseneer (35) meint, ein primitives Verhalten, sondern die Folge der nur bei ihnen gut entwickelten Sinnesorgane in den Palpen, deren subepitheliale Ganglienmassen gleichzeitig bedeutend verstärkt sind.

Die ältesten Gastropoden dürften jederseits einen Komplex von Muskeln besessen haben, durch welche der Fuß mit der Schale verbunden wird, und von diesen ist der linke wegen seiner Insertion in der Nähe des Schalenrandes allmählich rückgebildet, während der rechte, welcher seinen Ansatz in der Nähe des Schwerpunktes der Schale erhält, eine sehr starke Weiterentwicklung zeigt und bald allein übrig bleibt. *Haliotis* besitzt den linken Schalenmuskel noch, wenn auch viel schwächer als der rechte ist. Von den Fissurelliden und Docoglossen ist anzunehmen, dass sie von Thieren abstammen, welche noch beide Muskeln besessen haben. In Folge der Symmetrie der Schale sind sie beiderseits gleich geworden und haben sich zu dem hufeisenförmigen Schalenmuskel ergänzt.

Wie verhält es sich nun aber mit dem Schalenmuskel solcher patellenförmiger Gastropoden, die von höheren Formen mit dem allein erhaltenen rechten Spindelmuskel herstammen? Das kann man bei Neritiden ganz gut verfolgen. Wenn man von einem solchen Spindelmuskel ausgeht, wie ihn die Trochiden haben (Fig. 92), der längs der Eingeweide sich bis neben die Nieren hinaufzieht, kann man den von *Nerita* hiervon ableiten, indem man annimmt, dass er sich mit der Verkürzung des Gewindes verbreitert und am Ende getheilt hat, so dass die eine Hälfte nun links von den Eingeweiden und der Mantelhöhle sich der Schale anheftet (Fig. 115). Wenn sich die Eingeweidemasse noch mehr verkürzt und die Schale verflacht, nehmen diese Muskelzüge einen mehr senkrechten Verlauf an, wie bei *Navicella*, während schließlich *Scutellina* patellenförmig geworden ist, indem die Eingeweide sich ganz über dem Fuße zusammengezogen haben. In solchem Falle können die beiden Insertionen durch ihre hintere Vereinigung zu einem hufeisenförmigen Muskel zusamenfließen. Ähnlich dürfte es sich bei anderen Gastropoden verhalten, die ihre Schalenwindungen verlieren und sich mehr oder weniger der Patellenform nähern.

Es ist nun aber zu betonen, dass der Spindelmuskel phylogenetisch nicht als einheitliches Gebilde aufzufassen, sondern aus einer großen Zahl verschiedener Züge zusammengesetzt ist. Bei *Haliotis* sieht man deutlich die Fasern sich in verschiedenen Richtungen — es scheinen deren vier zu sein — kreuzen, doch ist es kaum möglich, hier die einzelnen Elemente zu unterscheiden, aus denen er besteht. Bei Fissurelliden kann man über den Pedalsträngen schwache Züge erkennen, die sich in der Mitte kreuzen und offenbar den Transversalmuskeln der Chitonen entsprechen; auch sonst sind verschiedene Faserrichtungen erkennbar, die es nahe legen, dass die Verbindungsmuskulatur des Fußes mit der Schale nicht nur aus Transversalmuskeln, sondern auch aus Theilen des ursprünglichen Hautmuskelschlauches zusammengesetzt ist. Dabei will ich noch erwähnen, dass die Dorsalwand des Kopfes, die von der Schalenbildung unberührt geblieben ist, bei *Haliotis* noch sehr deutlich eine Zusammensetzung aus vier Schichten verschieden gerichteter Muskelfasern erkennen lässt, wie sie dem ursprünglichen Hautmuskelschlauch eigenthümlich ist (Fig. 88); wie bei Solenogastren ist die äußerste Schicht eine Quermuskellage, der zwei Diagonalfaserschichten und zu innerst eine Längsmuskelschicht sich anschließen. Durch Beziehung einzelner Muskelzüge zum Pharynx verändert sich weiterhin der regelmäßige Verlauf der Schichten.

Indem ich zu einigen Bemerkungen über die Verdauungsorgane übergehe, habe ich zunächst der Sinnesorgane am Mundeingange zu gedenken. Die sensiblen Zellen im Epithel sind schon bei *Haliotis* gegen den Rand der Schnauzenfläche hin und jederseits in einem Wulst, der unterhalb des Kiefers gelegen ist und wohl als vordere Grenze der Mundhöhle aufgefasst werden kann, mehr angehäuft als in den Theilen dazwischen. Der Rand hat sich dann besonders bei

Acmäiden zu einem sensiblen Schnauzenlappen ausgezogen (Fig. 109) und ähnlich verhält er sich bei Neritiden.

Bei Fissurelliden sind in den unter dem Kiefer gelegenen Wülsten (Fig. 93) unter dem Epithel deutliche Ganglienmassen angehäuft (*g*), welche auf eine Weiterbildung der Sinnesorgane hinweisen. Bei Docoglossen verdienen ähnliche Wülste eine besondere Beachtung darum, weil sie nicht ventral vom Kiefer gelegen, sondern vermuthlich in Folge einer Verschiebung an dessen Innenseite gerückt sind (Fig. 106, 109, 110 *palp*). Die starken gangliösen Massen in diesen Palpen, wie man sie nennen kann, hängen mit den beiden Ganglien der Labialkommissur (Fig. 107, 109 a, *glab*) zusammen, von denen auch die Buccalkonnektive abgehen. Es ist zu betonen, dass diese Palpen nicht mit der Zunge zusammenhängen, sondern ihr gegenüber liegen, und dass eine Homologie mit dem Subradularorgan der Chitonen durch diese Lage, auch durch das Fehlen einer Kommissur zwischen den beiderseitigen Ganglien ausgeschlossen ist. Das Epithel im oberen Theile, der der Radula benachbart ist, ist deutlich drüsig, und diese subepithelialen Drüsenzellen setzen sich auch bis zum Ende des Subradularsackes fort, der hinten mehr oder weniger vollständig von ihnen umgeben wird. Bei *Patina pellucida* wird schon im hinteren Theile der Mundöffnung die Innenfläche der Palpen von einer starken Cuticula bekleidet (Fig. 107), und diese setzt sich nach der Vereinigung der beiden Wülste hinter der Mundöffnung als Auskleidung einer ventralen Rinne in den Subradularsack fort.

Die beiden Subradularnerven, die ich bereits erwähnt habe, verlaufen unter dem Epithel der Dorsalseite des Subradularsackes; bei *Haliotis*, wo diese Nerven am stärksten sind, scheinen hier auch ziemlich reichliche Sinneszellen vorhanden zu sein, doch fehlen besondere Sinneshügel eben so wie Ganglien, so dass eigentliche Sinnesorgane, die man denen von Chitonen homolog zu setzen hätte, nicht mehr vorhanden sind. Auch bei Fissurelliden und Docoglossen sind solche nicht erhalten.

Unter dem Vorderende der Radula, gegenüber der Mundöffnung findet sich besonders deutlich bei Fissurelliden ein kielartiger Vorsprung der Zunge. Dieser hat bei Docoglossen eine eigenartige Umbildung erfahren. Von *Patella vulgata* ist dieses Gebilde bereits von Wegmann (62, p. 273 Taf. XII, Fig. 4, 8) beschrieben und abgebildet worden. Es ist bei Patelliden ein vorspringender Wulst, der schon bei Lupenvergrößerung deutlich eine quere Furchung zeigt (Fig. 98 und 99); die Dimensionen sind verschieden, bald mehr verbreitert, bald mehr verlängert, doch nach hinten vermuthlich immer zugespitzt. Fig. 99 lässt erkennen, dass die queren Wülste vorn hohl sind und jeder den vorhergehenden etwas überdeckt. In Sagittalschnitten (Fig. 101) findet man, dass die Vorderwand jedes Wulstes mit einer ziemlich kräftigen Cuticula bedeckt ist, die am Rande frei vorsteht und hier durch eine gewisse Menge von Cuticularsubstanz mit dem dahinter liegenden Epithel verbunden ist, wodurch dieser freie Rand wahrscheinlich gestützt wird. Bei *Acmaea* (*Tectura*) *testudinalis* ist dieses Gebilde eigenartig ausgebildet, nämlich zu einer einzigen, ziemlich großen, von einer starken Cuticula gebildeten Tasche, die nach vorn offen, nach hinten geschlossen ist (Fig. 106). Auf dieses Hinterende folgt dann wieder ein ziemlich starker kielartiger Vorsprung. Kürzlich hat WILLCOX (63) dieses Gebilde, dessen wahre Bedeutung ihm ganz unklar geblieben ist, als Homologon des subradularen Sinnesorgans gedeutet, obwohl er weder ein Ganglion, noch selbst Nerven davon gesehen hat.

Bei den meisten Acmäiden verhält sich indessen dieses Sublingualorgan wesentlich verschieden. In Fig. 100 habe ich es von der großen *Acmaea* (*Collisella*) *viridula* dargestellt; hier ist es rundlich dreieckig, auf jeder Seite mit sechs schrägen Furchen versehen, die nicht bis zur Mitte reichen. Bei kleineren Thieren ist es einfacher (Fig. 109). Das Epithel dieses Wulstes ist mit kleinen Cuticularzähnchen besetzt, deren Spitzen nach vorn gewendet (Fig. 102), und die in ziemlich regelmäßigen Querreihen angeordnet sind (Fig. 103).

In allen Fällen bildet dieses Organ eine gewisse Ergänzung der Radula, die es beim Ablecken der Nahrungstheile von den Uferfelsen unterstützt, bei Patelliden mehr nach Art eines Baggers, bei Acmäiden nach Art einer Raspel. Bei Lepetiden zeigt der Vorsprung der Zunge keine besondere Differenzirung.

Der sogenannte Kiefer bekleidet bei den Zygobranchien und Trochiden die vordere Wand der Mundhöhle, die er offenbar vor Verletzungen durch die Radulazähne zu schützen hat. Außer in der Mittellinie und am oberen Rande ist er aus deutlich getrennten Stäbchen zusammengesetzt, die zu den Epithelzellen, welche sie erzeugen, fast rechtwinkelig nach der Mundöffnung hin gerichtet sind. Sie werden von einem nach unten spitzwinkelig vorspringenden Wulst getragen (Fig. 93). Der dorsale Theil besteht aus einer einfachen Cuticula, die sich mehr oder weniger weit über die Stäbchenschicht nach unten hinüberzieht, und vom unteren Rande des Kieferwulstes entspringt eine untere Cuticula, die in verschiedenem Maße die freie Außenseite der Stäbchenschicht bedeckt.

Auffallend verschieden ist der Kiefer der Docoglossen. Hier fehlt die Stäbchenschicht, die weder in den Schnitten noch im Flächenbilde sichtbar ist. Das letztere lässt vielmehr eine parallele Streifung erkennen, welche der Mittellinie parallel verläuft, mehr oder weniger deutlich auch eine Streifung parallel den Rändern. Das von Wegmann (62, p. 272) erwähnte Netzwerk, ähnlich wie in den Zungenknorpeln, ist in der That nicht eine dem Kiefer eigene Struktur, sondern Wegmann hat offenbar den Knorpel gesehen, welcher dem Kiefer angelagert ist, sich aber leicht von ihm trennen lässt.

Von dem Kiefer der Fissurelliden kann man den der Patelliden — abgesehen vom Verlust der Stäbchen, in der Weise herleiten, dass man eine stärkere Entwicklung der äußeren Cuticula annimmt, indem diese sich an der Außenseite der Kante des Kieferwulstes weiter hinaufgezogen hat. Dadurch ist am Kiefer ein ventraler schneidender Rand entstanden, so dass der Kiefer hier eher als sonst als solcher bezeichnet werden kann.

Endlich ist es sehr merkwürdig, dass nur die Medianlinie und der Schneiderand des Kiefers frei gegen die Mundhöhle hin liegt, der größte Theil desselben aber an der Innenseite überwachsen ist, so dass sich an ihn Knorpel und Muskeln anheften (Fig. 109, 110), auch die Palpen, wie ich bereits erwähnt habe, seiner Innenseite ansitzen. Diese Überwachsung dürfte sowohl von oben wie von hinten her erfolgt sein, indem besonders der bei Patellen vorhandene Knorpel von oben her, die Palpen aber von hinten her sich an ihm vorgeschoben haben.

Da der Kiefer nicht nothwendig eine Stäbchenschicht zu besitzen braucht, kann man auch den Neritiden einen, wenn auch ganz rudimentären Kiefer zuschreiben, da die Vorder- und Seitenwand der Mundhöhle, besonders auf einem Vorsprunge, welcher dem Kieferwulst anderer Rhipidoglossen homolog sein dürfte, von einer starken Cuticula bekleidet wird. Diese zieht sich hier allerdings bis zur Mundöffnung hin und zeigt hier in ihren äußeren Theilen die sehr merkwürdige Eigenthümlichkeit, dass sie zahlreiche kleine Zähnchen bildet (Fig. 116), deren Spitze nach innen gerichtet ist. Ihre Funktion dürfte ganz ähnlich sein, wie die des Sublingualorgans der Acmäiden, Nahrungstheile festzuhalten und mit Hilfe der Radula ins Innere zu befördern. Diese Zähnchen habe ich von *Nerita pica* und *Navicella suborbicularis* beobachtet, bei *Scutellina cinnamomea* fehlen sie indessen.

Außerhalb von diesen mit Zähnchen besetzten Theilen ist die Mundgegend papillös, und bei *Scutellina* haben sich diese Papillen zu keulenförmigen Fortsätzen, die vermuthlich sensible Funktion haben, ausgezogen. Auch der Schnauzenrand ist hier besonders entwickelt.

An der gewöhnlich glatten Cuticula, die bei Docoglossen die Umgebung des Mundes bekleidet, habe ich bei *Acmaea (Collisella) digitalis* kleine Zähnchen wahrgenommen, welche denen von Neritiden ziemlich ähnlich sind (Fig. 105), doch kann natürlich von einer Homologie keine Rede sein.

Eine Beschreibung der Radulaformen der Zygobranchien und Docoglossen habe ich früher gegeben (50). Hier sei nur bemerkt, dass ich als primitivste Radulaform der Mollusken eine mit zahlreichen, im Wesentlichen gleichartigen Zähnchen besetzte Membran ansehe. Bei den Rhipidoglossen ist bereits ein mittlerer Theil von den Seitentheilen differenzirt. Hierin mag *Pleurotomaria* am tiefsten stehen, da die Rhachis noch nicht so scharf wie gewöhnlich abgesetzt und mit zahlreichen Platten besetzt ist, doch sind die letzteren bereits zum Theil der Schneiden verlustig gegangen. Die eigenthümlichen Pinsel an den Seitenplatten scheinen ganz auf die Gattung beschränkt zu sein; es ist daher schwer zu entscheiden, ob die Ausgangsformen der übrigen Rhipidoglossen solche noch nicht besessen oder sämmtlich verloren haben.

Unter den Trochiden giebt es noch einige mit jederseits acht bis neun Zwischenplatten, so *Livona pica*, einige *Zizyphinus*- und *Photinula*-Arten, doch wird allmählich die Fünfzahl zur Regel, eben so bei *Haliotis* und Fissurelliden. Die Seitenplatten nehmen an Zahl ab; unter den Trochiden ist ihre Zahl am geringsten bei *Machaeroplax*, unter den Fissurelliden bei *Macrochisma*.

Ganz eigenartig ist die Radula der Docoglossen; die Seitenplatten sind im ursprünglichsten Falle, wie bei *Ancistromesus*, in Dreizahl vorhanden, während sie in der Reihe der Acmaeiden sich völlig rückbilden und bei Lepetiden stets in Zweizahl vorkommen. Hauptsächlich sind indessen die Zähne der Rhachis bemerkenswerth, indem sie je in einen Basaltheil und einen Zahn differenzirt sind, von denen der erstere fest mit der Basalmembran verbunden ist, während der letztere durch eine Kittsubstanz, die sich leicht in Kalilauge auflöst und in Fig. 104 als helle Zwischenschicht erscheint, dem Basaltheil angeheftet ist. Diesem Zahn ist ein gelbes Pigment und jedenfalls auch eine besondere Substanz eingelagert, die ihn viel härter und brüchiger macht, als sonst die Radulazähne sind.

Vergleicht man diese Zähne (Fig. 104) mit denen von *Haliotis* Fig. 82), so ist es am wahrscheinlichsten, dass der ablösbare Schneidentheil der Docoglossen nur dem stark glänzenden, durch Farbstoffe unfärbbaren Theil bei *Haliotis* entspricht und die gefärbten Basen einander homolog sind.

Die phyletische Entwicklung der Docoglossen-Radula geht mit größter Deutlichkeit von *Ancistromesus* aus und führt unter den Patelliden zu der Endform *Helcioniscus*, während die Acmäiden und Lepetiden von ähnlichen Formen, wie die letztgenannte ausgehen und sich verschieden weiter bilden — auf die Einzelheiten kann ich nicht nochmals eingehen; ich halte durchaus an der früher von mir geäußerten Ansicht fest, dass die Entwicklung nur in dieser Weise vor sich gegangen sein kann, und dass die Docoglossen-Radula um Vieles höher steht als die der Rhipidoglossen.

Die Pharyngealknorpel sind unlängst von Amaudrut (1) beschrieben, der indessen ohne Noth von *Patella* ausgeht. Ich finde außer den zwei Paaren von Zungenknorpeln, deren Gegenwart man als Regel ansehen kann, verschiedene accessorische Knorpel, die aber durchaus nicht, wie Amaudrut meint, immer einander homolog sind. Bei *Haliotis* bildet bei Weitem die Hauptmasse der Zungenknorpel das eine Paar, das den vorderen Knorpeln anderer Gruppen entspricht; ihm ist nur hinten an den Seiten ein zweites Paar angelagert, das jenes aber nicht nach hinten hin überragt, sondern mit ihm zugleich endet, und zwar, wie es auch sonst die Regel ist, über der Pleuropedalkommissur. Im vorderen Theile ist der Hauptknorpel eine Strecke weit zu einem kleinzelligen flachen Buckel differenzirt und ein ähnliches Gewebe liegt unter der Mitte der Radula und jederseits davon. Accessorische Knorpel fehlen sonst. Bei *Emarginula elongata* ist der hintere Zungenknorpel sehr vergrößert und überragt den vorderen bedeutend, er ist im Querschnitt halbmondförmig. Außerdem liegt ein kleiner accessorischer Knorpel von demselben großzelligen Bau unter einem Theil der Radulascheide. Vor demselben zieht sich zwischen den beiden Hauptknorpeln das Radulaepithel weit ventralwärts zu einem Säckchen aus (Fig. 94 *rdiv*). Unter dem Kieferepithel und unter dem Epithel in der darüberliegenden Falte (Fig. 93) ist das Bindegewebe sehr kompakt, doch kann man es nicht gut als Knorpel bezeichnen.

Unter den Docoglossen haben die Patelliden gleichfalls zwei Paare von Radulaknorpeln, von denen das vordere vorn zusammenfließt und bedeutend kleinzelliger und fester ist als das hintere

(Fig. 107). Bei *Patina pellucida* kommen außerdem vor: 1) ein Knorpel, der sich sowohl der Außenseite als auch der Innenseite des Kiefers anlegt und daher zweckmäßig als Kieferknorpel zu bezeichnen ist, er setzt sich ziemlich weit nach hinten als unregelmäßig umgrenzter Streifen fort und entspricht hier dem cartilage latéral inférieur Amaudrut's, der indessen die Haupteigenschaft, nämlich die Beziehung zu dem Kiefer, nicht erwähnt hat. Da ich auch bei *Ancistromesus* am Kiefer einen rundlichen Knorpel gefunden habe, so dürfte dieser den Patelliden allgemein zukommen.

2) Ein mehr dorsal gelegener, ziemlich großer Knorpel, Amaudrut's cartilage latéral supérieur.

3) Unmittelbar hinter den Labialganglien je ein kleiner, aber deutlicher Knorpel, der bei *Patella* auch vorliegt, aber von Amaudrut nicht gesehen ist.

Bei Acmäiden und Lepetiden ist dem gegenüber eine starke Koncentration eingetreten, denn ich finde bei einigen Arten nur ein Paar von Zungenknorpeln, das vorn zusammenhängt und außerdem einen ziemlich kleinen Knorpel über dem Kiefer (Fig. 109, 110), welcher dem cartilage latéral supérieur von Patelliden homolog ist. Es fehlt hier also der Kieferknorpel, und der hintere Zungenknorpel ist entweder rückgebildet oder mit dem vorderen verschmolzen. Endlich sind bei *Acmaea virginea* die beiden Zungenknorpel zum größten Theil mit einander zu einem einheitlichen Knorpel verschmolzen (Fig. 109), nur hinten sind sie noch deutlich getrennt (Fig. 109*a*).

Die Neritiden sind im Verhalten der Knorpel wenig variabel. Bei *Nerita pica* ist der vordere Zungenknorpel vorn und ventral kleinzellig, mit reichlicher Zwischensubstanz und pigmentirt; in diesem Theile fällt ein Hohlraum auf. Der hintere Zungenknorpel ist ziemlich kurz. Außerdem kommt in einem Fältchen, das seitlich vom vorderen und dorsalen Theile der Zunge liegt, jederseits ein flaches Knorpelstück von geringer Ausdehnung vor, ferner ein größeres, unpaariges, mit reichlicher Zwischensubstanz zwischen den ventralen Theilen der vorderen Zungenknorpel über dem Verbindungsmuskel der letzteren, endlich ein kleineres zwischen diesem Muskel und dem Subradularsack. Ganz ähnlich verhält es sich bei *Navicella* und *Scutellina*, nur liegt der zuletzt erwähnte Knorpel hinter dem Subradularsack.

Die von Amaudrut als besondere Knorpel angesehenen seitlichen Zipfel der Zungenknorpel kann ich nur als Theile dieser Knorpel ansehen, da ich nichts finde, was auf eine einstige Trennung derselben hinweist. Eine nähere Verwandtschaft zwischen Patelliden und Neritiden besteht in keinem Fall und bei genauerer Berücksichtigung der Lagerungsverhältnisse kann ich eine Homologie der accessorischen Knorpelstücke in den genannten Gruppen der Rhipidoglossen und Docoglossen nicht anerkennen.

Die einfachsten Verhältnisse, wie wir sie bei *Haliotis* finden, wird man auch hier zum Ausgang zu nehmen haben; der hintere Zungenknorpel vergrößert sich zumeist, und an verschiedenen Stellen treten in den einzelnen Gruppen accessorische Knorpelstücke auf. Das kann um so leichter geschehen, wenn das Bindegewebe, wie es besonders bei Neritiden der Fall ist, ein großzelliges Parenchym ist, das dem Knorpel äußerst ähnlich sein kann.

Die beiden drüsigen Ausbuchtungen über der Radula kommen bei allen älteren Gastropoden vor (Fig. 80, 93, 107). Unter ihren Vorderenden münden bei *Haliotis* die Speicheldrüsen aus. Diese liegen über, zum Theil seitlich von der Buccalmuskulatur (Fig. 83, 93, 95 *gs*) und vor dem Kropf. Nun haben sowohl B. HALLER (18, p. 131), als auch AMAUDRUT (1, p. 194) von Neritiden Speicheldrüsen beschrieben, die an ganz anderer Stelle, nämlich zwischen Kropf und Magen liegen, doch an derselben Stelle wie gewöhnlich ausmünden sollen; AMAUDRUT sagt dazu: je ne connais pas d'autre Prosobranche montrant cette relation des glandes salivaires avec les intestins. Ich finde nun zwar bei *Nerita pica* sehr mächtige drüsige Massen, die etwa an der bezeichneten Stelle, nämlich unterhalb der Verdauungsorgane von der Pleuropedalkommissur bis zur Magengegend gelegen sind, aber diese Drüsen haben nicht solche Ausführungsgänge, wie sie von den genannten Autoren dargestellt sind, sondern münden an der Ventralseite, dem Deckel gegenüber, nach außen (Fig. 115). Demnach kann ich nur annehmen, dass die Ausführungsgänge von HALLER und von AMAUDRUT in der Annahme, dass sie bei der Präparation verloren gegangen seien, falsch ergänzt worden sind. *Navicella* und *Scutellina* haben an der bezeichneten Stelle überhaupt keine Drüsen und die Drüsen von *Nerita* stehen mit dem Vorderdarm in keiner Verbindung, sondern dürften bei der Erzeugung des Deckels eine Rolle spielen, daher will ich sie als Deckeldrüsen bezeichnen.

Von *Nerita* sei noch erwähnt, dass an dem Subradularsack seitlich sich ein paar drüsige Ausbuchtungen finden, die natürlich nichts mit Speicheldrüsen zu thun haben, sondern den drüsigen Bestandtheilen im Subradularsack anderer Rhipidoglossen entsprechen, und dass die von Haller beschriebene unpaarige, cylindrische Vorderdarmdrüse nicht existirt, wie Amaudrut, der sie für die vordere Aorta erklärt, richtig angiebt (1, p. 192).

Dass die Radula ektodermaler Herkunft ist, scheint mir eben so zweifellos zu sein, wie die entodermale Natur des Kropfes, demnach muss zwischen beiden die Grenze der beiden Antheile zu suchen sein. Bei den ältesten Gastropoden scheint es mir nach dem histiologischen Verhalten ziemlich klar zu sein, wo diese Grenze liegt. Nach dem makroskopischen Bilde würde man die beiden zungenförmigen Klappen, die hinter der Radulascheide und den Buccaldrüsen sich nach hinten erstrecken (1, Taf. VIII, Fig. 63), für die Grenzen halten, indem ihre Innenseite ektodermal, die Außenseite entodermal wäre, doch ist Letzteres nicht richtig, vielmehr reicht das ektodermale Epithel noch etwas weiter. Die Innenseite der Klappen wird bei *Emarginula elongata* von einem ziemlich hohen Epithel mit gleichartigen, eiförmigen Kernen und mit einem bräunlichen Pigment in der äußeren Zellhälfte bekleidet (Fig. 95), an der Kante wird das Epithel äußerst flach, um alsdann wieder in ein hohes eigenartiges Epithel überzugehen. Dieses besteht sehr deutlich aus zwei Arten von Zellen, Stützzellen mit Kernen an der Oberfläche und wahrscheinlich drüsigen Zellen mit basalen Kernen, wie wir es nur bei ektodermalen Epithelien finden. Am Rande verändert sich dieses Epithel nochmals, indem es fast ausschließlich basale Kerne und ein dunkler gefärbtes, etwas körniges Plasma erhält, wodurch es dem Epithel unter der elastischen Membran der Radula (*rs*) sehr ähnlich wird. Dahinter nimmt das Epithel denselben Charakter an, wie in den Seitentheilen des Kropfes und ich zweifle nicht, dass das beschriebene hohe Epithel unter den zungenförmigen Klappen das Hinterende des ektodermalen Bestandtheiles des Darmtractus darstellt (vgl. Fig. 94).

Über den Mitteldarm will ich nur bemerken, das bei *Haliotis* der Mitteltheil des Kropfes, welcher durch je ein Paar ventraler und dorsaler Falten sich von den Seitentheilen absetzt und hinten zum Rohr schließt, sich vermuthlich nur darum allmählich nach der linken Seite biegt, weil auf der rechten sich die Darmschlinge nach vorn vorgedrängt hat. Eine direkte Beziehung dieser Verschiebung zur Herumdrehung des Analkomplexes kann ich nicht entdecken.

Wie Wegmann (61) richtig angegeben, Haller aber bestritten hat, besitzt *Haliotis tuberculata* in der Dorsalwand der linken Magenhälfte zwei Lebermündungen (Fig. 89). Ob der Theil der Leber, der hier ausmündet, der ursprünglich linken Leberhälfte entspricht, scheint mir kaum sicher anzugeben zu sein.

Mit der Kiemenhöhle und dem Enddarm ist ursprünglich bei Prosobranchien das Herz stark nach der linken Seite hinübergedrängt, wie wir es bei *Haliotis* finden (Fig. 89), um dann bei der symmetrischen Lage der Kiemen bei Fissurelliden nach rechts in die Medianlinie zu rücken. Dass die beiden Vorhöfe und die Durchbohrung der Herzkammer durch den Enddarm ein primitiver Zustand sind, wird kaum zu bezweifeln sein; die Erhaltung des rechten Vorhofes bei Trochiden hängt mit der Erhaltung des Blutgefäßes zusammen, welches dem Vas efferens der rechten Kieme entspricht.

Da die Patelliden sich von fissurellidenähnlichen Zygobranchien herleiten dürften, wird bei ihnen das in der Medianlinie gelegene Herz zum Ausgang zu nehmen sein. Nach der Rückbildung der Kiemen trat der Vorhof in die engste Beziehung zu dem von links und vorn einmündenden Mantelsinus; dadurch mag es zu erklären sein, dass bei *Ancistromesus* (Fig. 96) der Vorhof zum größten Theil in die Decke der Kiemenhöhle zu liegen kommt. Bei der sehr bedeutenden Größe des Herzens reicht dieses ziemlich weit in die rechte Hälfte des Thieres hinüber. Während das Pericardium hier nach oben fast ganz frei liegt, ist es bei *Helcioniscus* beinahe völlig von anderen Eingeweiden überdeckt. Bei *Acmaea* (*Collisella*) *viridula* ist dasselbe weit nach links hin verlagert (Fig. 97). Dadurch ist die Trennung der Herzkammer vom Enddarm, die schon bei *Ancistromesus* besteht, bedeutend vergrößert, indem die Analöffnung mehr und mehr das Bestreben zeigt, nach rechts hinüber zu wandern, was besonders bei Lepetiden auffällt, wo die Analpapille stark nach rechts geneigt ist.

Über den Zusammenhang zwischen Pericardium und Nieren bei den primitivsten Formen mit zwei Nieren habe ich keine eigenen Beobachtungen gemacht. Falls wirklich bei *Pleurotomaria* (66) und *Haliotis* (12) der rechte Renopericardialgang nicht vorhanden ist, was indessen, nachdem Pelseneer (35) einen solchen bei Trochiden gefunden hat, sehr unwahrscheinlich ist, müsste man nothwendiger Weise annehmen, dass beide in dieser Hinsicht in der Richtung zu den höheren Rhipidoglossen hin weiter vorgeschritten sind, als die Stammform der Fissurelliden und Docoglossen gewesen ist, da bei Fissurelliden der rechte Verbindungsgang, bei Docoglossen beide erhalten sein sollen.

Die beiden Nieren verhalten sich schon bei *Haliotis* sehr ungleich, die linke ist der kleine »Papillarsack«, während die rechte um Vieles ausgedehnter ist und mit zahlreichen Fortsätzen zwischen die Verdauungsorgane eindringt (Fig. 90). Ein solcher Schnitt macht die Verschiedenheit ohne Weiteres verständlich, denn nur die rechte Niere ist den anderen Eingeweiden benachbart, während die linke ganz zwischen Pericardium und Mantelhöhle eingeschlossen ist, darum konnte sie nicht äußere Fortsätze aussenden, sondern eine Vergrößerung der secernirenden Oberfläche war nur durch Fortsätze ins Lumen hinein möglich.

Die Fissurelliden und Docoglossen sind jedenfalls von Formen herzuleiten, bei denen bereits ein starkes Übergewicht der rechten Niere vorhanden war, und daraus ist bei den ersteren eine fast völlige Rückbildung der linken Niere entstanden, während die rechte eine ungeheure Ausdehnung erhielt, indem sie hinter dem Kropf zur Fußmuskulatur hinabzieht und über dieser bis zum Hinterende reicht, während dorsal vom Magen nur einige Fortsätze zu finden sind (Fig. 94). Bei Docoglossen ist — wenigstens ursprünglich — die linke Niere noch weniger rudimentär, während die rechte gleichfalls sehr ausgedehnt ist und bei mehreren von mir untersuchten Arten ventral etwa bis zur Mittellinie des Körpers zwischen Fuß und Eingeweiden hinabreicht; bei *Patina pellucida* haben beide einige dorsale Ausbuchtungen, bei *Cryptobranchia alba* biegt die rechte hinten noch nach links hinüber, umgiebt also die Eingeweidemasse von rechts, hinten und zum Theil ventral, Acini sind kaum vorhanden.

Während hier also die linke Niere zur Rückbildung hinneigt, tritt bei den monobranchen Rhipidoglossen, denen sich die höheren Gastropoden anschließen, der entgegengesetzte Fall ein: die linke Niere vergrößert sich und die rechte bildet sich zurück. Die Schicksale der letzteren sind bisher noch ganz unbekannt und durchaus strittig ist sogar, ob die einzige Niere der höheren Gastropoden der rechten oder der linken oder der Summe beider der Zygobranchien homolog ist. Nach PERRIER (37) soll die rechte Niere der letzteren der Niere, die linke der »Nephridialdrüse« einiger Tänioglossen homolog sein, auch HALLER (18) will eine Vereinigung der beiden ursprünglichen Nieren annehmen, von denen aber die rechte in der Hauptsache der einzigen höherer Prosobranchien entsprechen soll. Dagegen haben v. ERLANGER (12) und PELSENEER die Überzeugung ausgesprochen, dass die linke Niere der Zygobranchien der einzigen von Tänioglossen homolog sei. Wir werden sehen, dass diese Auffassung allein den Thatsachen entspricht.

Schon bei Trochiden rückt mit dem Rudimentärwerden der rechten

Kieme der Enddarm nach rechts und giebt der linken Niere einen größeren Raum, als ihr bei *Haliotis* zustand, daher ist sie ganz bedeutend vergrößert (Fig. 91, 92), während die rechte eingeschränkt wird; nach PERRIER nimmt auch die Blutmenge, welche die rechte Niere durchströmt, bei Trochiden bedeutend ab. Sehr wichtig ist nun, dass bei *Trochus* (*Gibbula*) *cinerarius* an der linken Niere bereits eine deutliche Nephridialdrüse entwickelt ist (Fig. 91 *ng*), die derjenigen von *Littorina* und *Natica* (37, Fig. 67, 77) recht ähnlich ist, so dass kaum an der Homologie mit dieser gezweifelt werden kann. Dadurch fällt die erwähnte Hypothese PERRIER's ohne Weiteres.

Dass bei *Haliotis* und Trochiden durch Papillen, dagegen bei den höheren Formen durch ein ziemlich verschieden entwickeltes Netzwerk von Falten eine Vergrößerung der secernirenden Oberfläche bewirkt wird, kann nicht als Grund gegen die Homologie gelten, denn wir sehen ganz dasselbe beim Kropfe, in welchem bei Zygobranchien papillenförmige, bei Neritiden z. B. faltenförmige Vorsprünge zu finden sind. Die zunehmende Annäherung an die übrigen Eingeweide scheint mir das Hauptmoment zu sein, das die Weiterentwicklung der linken Niere bedingt hat.

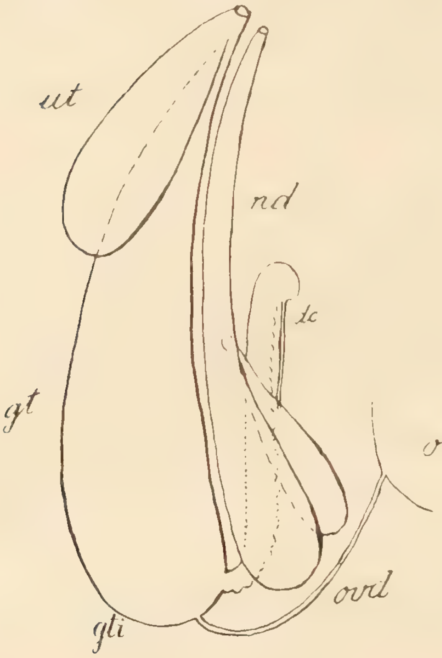
Wenn man nun annimmt, die linke Niere der Trochiden entspräche der einzigen der höheren Gastropoden, so muss vor Allem die Frage: was wird aus der rechten Niere? wichtig erscheinen, doch hat noch Niemand diese Frage durch vergleichende Studien zu lösen versucht. Ich bin von der Ansicht ausgegangen, dass die Neritiden vermuthlich von trochidenähnlichen Rhipidoglossen abstammen und daher vielleicht am ehesten Aufschluss über den Verbleib der rechten Niere geben könnten. Im Ganzen hat sich diese Annahme als richtig herausgestellt, doch sind andererseits gerade bei Neritiden recht abweichende Verhältnisse aufgetreten, die bei anderen Mollusken nicht wiederkehren.

Es galt also die Gegend zu untersuchen, in welcher bei Trochiden die rechte Niere gelegen ist. Sowohl die Trochiden, als auch *Pleurotomaria* haben nach den neuesten Untersuchungen (66, 41) im Endtheil der rechten Niere die Mündung des Ausführungsganges der Keimdrüse und im weiblichen Geschlecht vor der Mündung der eigentlichen Niere ein drüsiges Rohr, das jedenfalls ektodermalen Ursprungs ist und vielleicht eine Schalendrüse darstellt, so dass hier die rechte Niere in Beziehung zur Keimdrüse steht, wie übrigens auch bei Fissurelliden und Docoglossen. Daher mussten die Geschlechtsorgane der Neritiden untersucht werden, und zwar durch Schnittserien, welche allein die natürlichen Beziehungen der Organe in befriedigender Weise erkennen lassen. Bisher ist nur der weibliche Geschlechtsapparat von *Neritina fluviatilis* richtig und genügend beschrieben (15); die makroskopischen Präparationen von R. BERGH und HALLER (18) sind für meine Zwecke nicht hinreichend brauchbar.

Ich habe drei Gattungen untersuchen können: *Nerita*, *Navicella* und *Scutellina*; die Verhältnisse sind bei ihnen noch so verschieden, dass es recht wünschenswerth wäre, dass auch die übrigen Gattungen der Neritiden: *Neritopsis*, *Titiscania*, *Helicina* ♀, *Proserpina* und *Hydrocena* in derselben Weise untersucht würden.

Ich habe die Verhältnisse, die ich gefunden, durch die schematischen Textfig. 9—11 und durch einige Querschnittsbilder verständlich zu machen versucht.

Bei *Nerita pica* ist der Eileiter (Fig. 122 *ovd*) ungemein eng und ziemlich lang, er mündet in den Anfangstheil eines stark drüsigen Ganges unweit *gti* (Fig. 123). Dieser verläuft etwas gebogen zunächst aufwärts, dann vorwärts und steht in der Nähe seiner Mündung mit einem ziemlich weiten Sack, der links von ihm gelegen ist (Fig. 119, 120 *ut*), in Verbindung.



Textfig. 9.
Weibliche Geschlechtsorgane von *Nerita pica*, schematisch. Dorsalansicht. (Buchstaben vgl. Tafelerklärung.)

So weit sind HALLER's Angaben richtig; dieser Drüsengang mit dem Sack ist übrigens an dem von der Schale befreiten Thier ohne Weiteres sichtbar. Nun mündet aber auch in den Drüsengang in einiger Entfernung vom Eileiter ein anderer Gang (Fig. 123 *dc*), der von hier nach oben und vorn zieht und durch ein enges Rohr, das ventralwärts verläuft, mit einem sehr umfangreichen Sack (*nd*) in Verbindung steht. Dieser liegt rechts vom Drüsengange, mit den Endtheilen unmittelbar neben einander, er verschmälert sich nach vorn hin allmählich und hängt unweit vor seinem Endtheil mit einem anderen Sack (Fig. 122 *nd,*) zusammen, in welchen jenes Verbindungsrohr mit dem Drüsengange mündet. Der letztere endet vorn mit dem engen Enddarm (*i*) zusammen in einem papillenförmigen Vorsprunge und der hinten gegabelte Sack (*nd*) rechts davon in die äußerste rechte

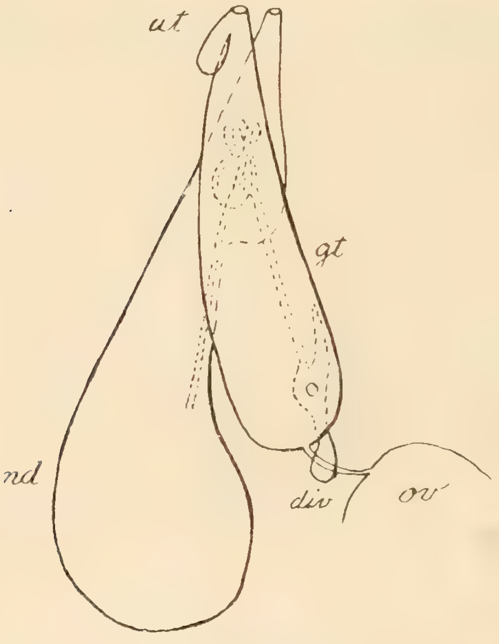
Kante der Mantelhöhle (Fig. 119). Endlich ist noch eine Drüse (Fig. 122, 123 *gx*) zu erwähnen, welche freilich mit den Geschlechtsorganen in keiner Verbindung steht und in den rechts von diesen gelegenen hintersten Zipfel der Mantelhöhle (Fig. 122 *cavp*) mündet; sie umgiebt als eine gelappte Masse die hinteren Theile des Sackes *nd*.

Ehe ich daran gehe, über die Funktion der Bestandtheile dieses komplicirten Apparates Vermuthungen zu äußern, will ich ihres histiologischen Verhaltens gedenken. Dieses ist in dem Sack *nd* sehr einfach, da dieser in ganzer Ausdehnung von einem ziemlich hohen, größtentheils gefalteten Epithel bekleidet wird, dessen Zellen alle gleichartig, mit einem ziemlich homogenen Plasma und basalen länglichen Kernen von etwa 4 : 7 μ im Durchmesser. Die Enden der Zellen werden zum Theil in Form von Tröpfchen in das Lumen des Sackes hinein abgestoßen.

Der Verbindungsgang zu dem Drüsengang ist im Anfang sehr eng, mit einem ziemlich niedrigen Epithel, das von einer sehr starken Muskelscheide umgeben wird; die Epithelzellen sind mit ihren freien Enden nach dem Drüsengang hin schräg gestellt und enthalten basale Kerne. Weiterhin nimmt der Verbindungsgang ein sehr eigenthümliches Aussehen an, er ist hier ziemlich weit, in seinem Haupttheil an einer Seite mit einem ziemlich hohen, etwas gefalteten Epithel versehen, im Übrigen aber unregelmäßig gelappt, mit zahlreichen Ausbuchtungen und Falten, die ins Innere vorspringen, von einem niedrigen Epithel bekleidet (Fig. 125).

Der gegabelte Sack (*nd*) und dieser Verbindungsgang sind zum Theil von Sperma erfüllt.

Der Anfangstheil des Drüsenganges (*gti*) wird von wenig gefärbten, subepithelialen Zellmassen umgeben, die in rundlichen Nestern angeordnet sind. Daran schließt sich der Haupttheil der Drüse (*gl*) mit einem im Querschnitt hufeisenförmigen Lumen, unter dessen Epithel ziemlich ausgedehnte Gruppen von Drüsen liegen, deren Zellen ziemlich klein und mit hellen Kernen, die je einen deutlichen Nucleolus enthalten, ausgestattet sind; die Ausführungsgänge enthalten ein deutlich und ziemlich grobkörniges, von Eosin gefärbtes Sekret. Weiter vorn ist das Epithel der Dorsalwand verschieden, die Drüsenzellen liegen nicht subepithelial und enthalten in den äußeren Theilen ein dunkler gefärbtes, mehr feinkörniges Sekret. Auch im Verbindungstheil des Drüsenganges mit dem vorderen Sack (Fig. 120) ist das Epithel hoch und drüsig, die Kerne der Stützzellen liegen an der Oberfläche, während die feinkörnigen Drüsenzellen rundliche Kerne in verschiedener Höhe enthalten; dieser Verbindungstheil setzt sich gegen das Lumen des Sackes durch eine Falte ab und endet nach hinten hin als flacher Blindsack. Das Epithel, das den links vom Drüsengang gelegenen Sack auskleidet, ist flach, nur aus einer Zellart gebildet; dieses Epithel bildet, besonders im hinteren Theile des Sackes sehr zahlreiche kleine Krypten, in denen eigenthümliche Konkretionen gebildet werden, welche das Lumen des Sackes erfüllen. Diese Konkretionen dürften aus einer organischen Substanz bestehen, sicher nicht aus Kalk, da das Thier mit Säure behandelt worden ist[1]; sie sind mehr oder weniger regelmäßig kugelförmig, bis etwa 50 μ im Durchmesser groß, von deutlich strahligem Bau (Fig. 121). Eine homogene Hülle, die ich manchmal gesehen habe, scheint den größten Kugeln meistens zu fehlen. Im hinteren Theile des Sackes lagen in den Krypten, sowie im Lumen nicht selten ziemlich helle Bläschen mit einem dunkeln Kern, die jedenfalls als Jugendstadien der Konkretionen anzusehen sind (Fig. 121a).



Textfig. 10.
Weibl. Geschlechtsorgane von *Navicella parva.*

Wenngleich ich über die Bedeutung dieser Gebilde ganz im Unklaren bin, möchte ich doch den Sack, der sie enthält, einstweilen als Uterus[2] bezeichnen; sicher finde ich gar keinen Grund, ihn mit HALLER als Receptaculum seminis zu bezeichnen, vielmehr ist als solches der gegabelte, rechts vom Drüsengang gelegene Sack aufzufassen, da in ihm Sperma vorhanden ist. Durch den Verbindungsgang steht diesem der Weg zum Anfangstheil des Drüsenganges offen, in welchem die Eier nach der Befruchtung zunächst wahrscheinlich von einem eiweißartigen Sekret, alsdann von einer Schale umgeben werden.

Bei *Navicella parva* (Textfig. 10) sind die weiblichen Geschlechtsorgane denen von *Nerita* ähnlich, verschieden verhält sich besonders der Verbindungsgang. Der Oviduct ist hier gleichfalls eng, dabei aber bedeutend kürzer als bei *Nerita*; der Drüsengang, in dessen Hinterende jener mündet, besteht auch hier aus einer kleineren Eiweißdrüse und einer größeren Schalendrüse. Der Uterus am Vorderende der letzteren ist sehr klein und von kleinen Fremdkörperchen (Spongiennadeln etc.) erfüllt und nur im Epithel der rechten Wand fallen einige rundliche Hohlräume auf, welche den Krypten bei *Nerita* entsprechen dürften. Auch hier ist der Verbindungstheil mit der Schalendrüse von einem hohen Drüsenepithel bekleidet.

---

[1] Neuerdings habe ich diese Körnchen von einer *Nerita polita* untersucht: sie erreichen hier einen Durchmesser von über 100 μ. Obwohl sie bei einem Thier, dessen bekanntlich sehr starke Schale in verdünnter Salpetersäure entkalkt war, sich erhalten haben, wurden sie isolirt von starker Salpetersäure bis auf einen organischen Rest leicht und schnell aufgelöst, demnach bestehen sie doch größtentheils aus kohlensaurem Kalk.

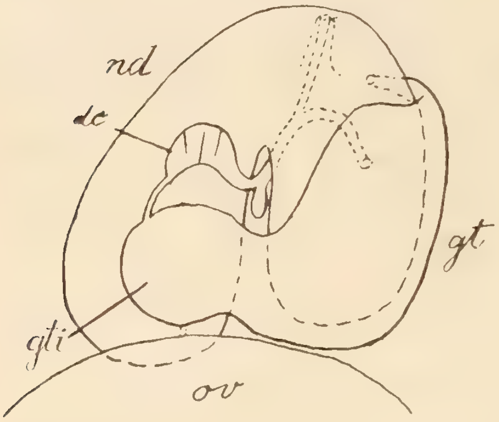
[2] Kalkdrüse!

In derselben Querebene mit der Schalendrüse und dem engen Enddarm mündet das Receptaculum seminis (Fig. 126 *nd*), eben so wie bei *Nerita* rechts von den beiden anderen Mündungen. Von hier zieht es nach hinten und theilt sich alsdann in einen ganz kurzen rechten und einen gewaltig großen linken Theil; der letztere liegt zunächst unter, dann links von der Schalendrüse, welche er hinten mit einem bedeutend erweiterten Endtheil überragt (Fig. 128). Er ist zum größten Theil von einer starken Muskelhülle umgeben. Der Verbindungsgang ist im Ganzen von gleichmäßiger Weite (Fig. 127 *dc*) und besonders in dem Theil, welcher dem Receptaculum seminis zunächst liegt, von einer kräftigen Muskulatur umschlossen, die sich im Anfangstheil mit der des bezeichneten Organs verbindet. An der Mündung in die Schalendrüse findet sich ein mit Sperma erfüllter Hohlraum (Fig. 127 *amp*), der nach vorn ein rohrförmiges, nach hinten ein keulenförmiges Divertikel entsendet. Das letztere wird vom Oviduct gekreuzt. Von beiden Mündungen zieht der Verbindungsgang nach vorn, wo er sich zwischen Schalendrüse und Receptaculum seminis etwas aufknäuelt. Die Drüse, welche bei *Nerita* rechts in die Mantelhöhle mündet, habe ich bei *Navicella parva* nicht gefunden.

An *Nerita* und *Navicella* schließt sich die Gattung *Neritina*, deren Geschlechtsorgane zwischen jenen beiden in der Mitte stehen mögen. Gilson's (15) Deutungen stimmen nicht in allen Punkten mit den meinigen überein.

Bei *Scutellina cinnamomea* sind die Haupttheile zwar dieselben wie bei den beschriebenen Formen, doch ist ihr Zusammenhang ziemlich verschieden, so dass ich erst allmählich die Homologien erkannt habe. Auch hier ist ein sehr mächtiges Receptaculum seminis (Textfigur 11 und Fig. 133, 134) vorhanden, das nach hinten gegabelt ist, der rechte Ast ist der kürzere. Dieser liegt mit seinem hinteren Ende unter der Schalendrüse, deren Lumen dadurch ganz zusammengedrückt wird (Fig. 133, 134 *gt*). Dieselbe geht nach links hin in die Eiweißdrüse (*gti*) über. Leider habe ich den Oviduct nicht erkannt: die Schalendrüse steht rechts zwar in unmittelbarer Berührung mit dem Ovarium, daher vermuthete ich hier einen Zusammenhang, doch lässt die Analogie mit den verwandten Formen vielmehr auf einen in die Eiweißdrüse führenden Oviduct schließen, den ich freilich nicht gesehen habe, doch liegen zwischen beiden nur wenige Schnitte, so dass doch vielleicht ein sehr zartwandiger Eileiter hier über dem linken Aste des Receptaculum seminis vorhanden sein mag.

Sehr eigenthümlich ist der Verbindungsgang, der durch den in Fig. 133 mit *dc,* bezeichneten, ziemlich engen Theil von der Eiweißdrüse entspringt und in eine gekammerte Erweiterung führt, die von niedrigem Epithel bekleidet ist. Von deren rechter Kammer aus führt dann ein mäßig weiter Gang, der mit einem nach hinten gerichteten Divertikel versehen ist, herab und nach vorn (Fig. 134 *dc*), theilt sich sodann und führt durch den Gang *dc„* in das Receptaculum seminis, andererseits durch den ventralen Ast in ein freies, nach vorn gerichtetes Rohr (*vag*), das zur Aufnahme des Sperma dient, dessen sowohl im Receptaculum, wie im Divertikel und in der gekammerten Höhlung eine große Menge vorhanden ist. Die Schalendrüse mündet rechts vom Ursprunge des Vaginalrohres nach außen, ohne dass hier ein Homologon des Uterus von *Nerita* vorhanden wäre.



Textfig. 11.
Weibliche Geschlechtsorgane von *Scutellina cinnamomea.*

Auf den männlichen Geschlechtsapparat will ich nur in aller Kürze eingehen, um die Unterschiede gegen den weiblichen festzustellen. Ich habe den von *Navicella suborbicularis* und *Helicina japonica* untersucht. Bei der ersteren entspringt von dem gelappten Hoden ein enger, pigmentirter Samengang, der sich zu einem sehr starken Knäuel aufwickelt, gegen das Ende hin bedeutend weiter wird, um schließlich den Anfangstheil zu kreuzen und von der Seite her etwa in die Mitte eines starken drüsigen Organs, das ich als Prostata bezeichnen will (Fig. 132), einzutreten. Dieses ist dem Drüsengange des Weibchens sehr ähnlich und besteht auch hier aus zwei verschiedenen Drüsen. Die eine, welche der Schalendrüse des Weibchens entspricht, wird von subepithelialen, etwas körnigen Drüsenzellen gebildet, die nesterweise angeordnet unter dem Epithel liegen, welches die linke und untere Wand des im Querschnitt hufeisenförmigen Hohlraums bildet. In der Nähe der Ausmündung des Samenleiters mündet in den linken und ventralen Theil des Hohlraumes eine sehr starke acinöse Drüse aus, vielleicht der Eiweißdrüse des Weibchens entsprechend, deren drüsige Elemente epithelial zwischen den Stützzellen liegen.

Weiter vorn biegt der Drüsengang, der bisher rechts vom Enddarm verlief, über diesem nach links herüber, um schließlich durch einen etwas abgesetzten Theil links vom Enddarm auszumünden. Hinter dem Drüsengange mündet eine etwas verzweigte Drüse in die Mantelhöhle, die sehr wahrscheinlich ein Homologon der Drüse *gx* ist, die ich beim Weibchen von *Nerita pica* gefunden habe und die bei *Helicina* ♂ bedeutend mächtiger entwickelt ist.

Das Sperma gelangt wahrscheinlich durch Wimperung an der rechten Seite der Mantelhöhle nach vorn und wird hier von einem Kopulationsorgan, das an der rechten Seite des Kopfes mit seinem vorderen Theil unter und vor dem Fühler befestigt ist (Fig. 130), aufgenommen. In der Ruhe liegt dieses Organ mit seinem hinteren, mit einer Rinne versehenen Theil in einem durch zwei Falten gebildeten Kanal (Fig. 131); beim Gebrauche wird vielleicht dieser Theil nach vorn geschlagen.

Bei *Helicina* ist der männliche Geschlechtsapparat merklich einfacher, der Samengang ist nur sehr wenig aufgeknäuelt und weiter, er mündet (Fig. 135) in den Drüsengang von unten und rechts nicht weit vor seinem Hinterende. Der letztere ist bedeutend einfacher als bei *Navicella*, durch Falten streckenweise etwas zertheilt, doch scheint das drüsige Epithel trotz geringer Verschiedenheiten an manchen Stellen im Wesentlichen gleichartig zu sein. Die Drüsenzellen liegen durchweg zwischen den Stützzellen. Dieser Gang reicht weit nach vorn in der Mantelhöhle, doch habe ich ein besonderes Kopulationsorgan nicht wahrgenommen. Die ektodermale Drüse, welche rechts vom Hinterende des Drüsenganges (Prostata) in die Mantelhöhle ausmündet (Fig. 135 *gx*), erstreckt sich, indem sie allmählich größer wird, weit nach hinten, wo sie neben dem Hinterende der Niere aufhört. Nach ihrem Bau ist an ihrer ektodermalen Herkunft nicht zu zweifeln, da sie zwischen den grobkörnigen Drüsenzellen deutliche Stützzellen enthält. Sie mag als eine Art von Manteldrüse ähnlich der Hypobranchialdrüse anzusehen sein; ihre Funktion ist unbekannt.

Nunmehr will ich auf die vorher aufgeworfene Frage zurückkommen: ist hier ein Homologon der rechten Niere von Trochiden vorhanden? Während bei diesen der Eileiter durch den Endtheil der Niere mit dem Drüsengang zusammenhängt, mündet derselbe bei Neritiden direkt in den letzteren, indessen steht mit dem Anfangstheil dieses Drüsenganges, wo sonst die Nierenmündung liegt, der Gang in Verbindung, der zum Receptaculum seminis führt. Ich halte das letztere für ein Homologon der rechten Niere, wahrscheinlich einschließlich des Verbindungsganges, welcher der Urinkammer vergleichbar ist; dieses Organ ist konstant bei allen von mir untersuchten Neritiden vorhanden und es ist so gewaltig ausgedehnt, dass seine Neubildung allein für den Zweck der Aufnahme des Samens unverständlich erscheinen muss. Nun liegt hier freilich die Schwierigkeit vor, dass dasselbe eine eigene Ausmündung besitzt, indessen scheint es mir wohl möglich, dass die Niere beim Funktionswechsel eine solche erlangen konnte, während sie durch den Verbindungsgang mit der Eiweiß- und Schalendrüse an der Stelle in Zusammenhang blieb, wo früher ihre Mündung sich befand. Das Epithel ist bei *Scutellina* von dem der Niere kaum zu unterscheiden; bei den beiden anderen Formen ist es zwar höher, vermuthlich in Zusammenhang mit der Muskelscheide, doch besteht es überall aus einer Zellart wie das Nierenepithel.

Da im männlichen Geschlecht ein Homologon des Receptaculum seminis völlig fehlt, so kann man annehmen, dass die rechte Niere der Trochiden bei Neritiden zu einem Nebenorgan des weiblichen Geschlechtsapparates geworden ist.

Zum Vergleich will ich noch auf das von mir schon früher (51^{III}, p. 667) kurz berührte Verhalten bei *Ianthina* eingehen. Hier mündet der weibliche Geschlechtsapparat durch einen Drüsengang, der auch hier aus einer äußeren Schalendrüse und einer inneren Eiweißdrüse zusammengesetzt wird. Vom Beginn der letzteren geht nun einerseits der weite Eileiter (Fig. 136 *dg*) ab, andererseits steht damit ein Sack (*nd*) in Verbindung, der sich dadurch auszeichnet, dass er zahlreiche größere und kleinere Fortsätze von unregelmäßiger Form und ein stark pigmentirtes Epithel besitzt. Diese beiden Eigenschaften sind auch für die rechte Niere der ältesten Gastropoden charakteristisch, und da dieser Sack, der als Receptaculum seminis fungirt, an ganz derselben Stelle wie die rechte Niere der ältesten Gastropoden liegt, so sind die geringere Größe und die veränderte Funktion die einzigen Unterschiede. Daher spricht Alles dafür, dass die rechte Niere der Trochiden bei den höheren Gastropoden zu einem Anhang des weiblichen Geschlechtsapparates, dem Receptaculum seminis, wird, also nicht sich zu einem Theil der Ausführwege umbildet, wie gelegentlich angenommen worden ist, dem männlichen Geschlecht dagegen völlig verloren geht. Ich behaupte nicht, dass alle Receptacula seminis bei höheren Gastropoden der rechten Niere von Trochiden homolog sind, weil jene wahrscheinlich unter einander nicht immer homolog sind, doch bedarf diese Frage noch sehr der Klärung und des vergleichenden Studiums einer möglichst großen und zusammenhängenden Formenreihe.

Die Niere von *Nerita ornata* ist zwar von HALLER (18) und Anderen beschrieben worden, doch finde ich dieselbe bei *Nerita pica* von HALLER's Darstellung ganz verschieden, so dass ich eine Beschreibung derselben und ihrer Mündungsverhältnisse nach dem Studium einer Schnittserie geben will. Das Pericardium liegt ganz unter der Kiemenhöhle in der linken Seite des Thieres; es ist ziemlich weit und entsendet von seinem Hinterende, das mit der Niere in Berührung steht, den ziemlich engen, nach hinten allmählich noch weiter verjüngten Renopericardialgang, der unter dem Boden der Kiemenhöhle befestigt ist; in Fig. 122 *drp* ist er kurz vor der Ausmündung in die Niere dargestellt, während diese Mündung in Fig. 124 sichtbar ist. Neben dieser Mündung liegt der Ureter, sich von hier aus nicht sehr weit nach hinten ausdehnend, und derselbe Schnitt hat die äußere Mündung (*nso*) unterhalb der Kieme getroffen, während der Ureter fast in ganzer Länge ventralwärts gegen die Nierenhöhle geöffnet ist (*nsi*). Dass der Ureter eine ektodermale Einstülpung ist, geht aus seinem Bau sehr klar hervor, da sein Epithel aus Stütz- und Drüsenzellen besteht, welche letzteren zum Theil ganz ähnlich wie in der Eiweißdrüse subepitheliale Nester bilden (Fig. 124). Doch geht aus der Beschaffenheit des Epithels weiter hervor, dass der ektodermale Antheil sich noch weiter fortsetzt, indem derselbe bis zu der in Fig. 122 und 124 mit * bezeichneten Stelle und von hier nach vorn als ein unter und links vom Renopericardialgange gelegener Streifen reicht; dieser setzt sich vom Nierenepithel scharf ab und besteht deutlich aus Stütz- und Becherzellen. Eine besondere Urinkammer scheint mir hier kaum abgetrennt zu sein; der Hohlraum der Niere erweitert sich vorn, wo er an das Pericardium stößt, stark und umgiebt das Hinterende der Radulascheide. Durch gebogene Falten, die nicht sehr stark entwickelt sind, wird die secernirende Oberfläche vergrößert. Das Hinterende der Niere (Fig. 123) liegt links vom Darm und dem Anfange der Schalendrüse. Vom Darm wird nicht nur das Herz, sondern auch die Niere durchsetzt (Fig. 122).

Ziemlich verschieden, besonders hinsichtlich der Ausdehnung und

Lage, verhalten sich Pericard und Niere von *Navicella parva.* Das Pericardium hat hier eine sehr bedeutende Ausdehnung erlangt, indem es vom Hinterende des Eingeweidesackes beginnt und von hier an nicht nur an der linken Seite nach vorn bis unter die Kiemenhöhle reicht, sondern sich auch im hinteren Theile des Thieres zwischen dem Receptaculum seminis einerseits und dem Ovarium und der Leber andererseits ganz bis zur rechten Seite hinüberzieht (Fig. 128). Diese rechte Erweiterung reicht nach vorn etwa bis zum Anfang der Schalendrüse und sie wird an der Radulascheide (*rs*) nach vorn hin von dem Haupttheil, welcher das vom Darm durchsetzte Herz enthält, und durch die Urinkammer der Niere abgetrennt.

Durch einen ziemlich kurzen und engen Gang, der aus dem secernirenden Theil der Niere unmittelbar neben der äußeren Öffnung des Ureters entspringt und von hier nach hinten zieht (Fig. 127 *drp*), um sich gerade am Hinterrande der Kiemenhöhle zu öffnen, hängt das Pericardium mit der Niere zusammen. Dieser Gang, der also an der Dorsalwand der Kiemenhöhle verläuft, ist mit einem sehr merkwürdigen Geißelepithel ausgekleidet, von dem ich ein paar Zellen in Fig. 129 dargestellt habe. Es ist hieran nicht nur die gewaltige Stärke der Geißeln, die in geringer Zahl dem meist konkaven Zellende aufsitzen, bemerkenswerth, sondern auch das Verhalten des Zellplasmas, das sich ähnlich verhält wie in dem Epithel, welches sich an den Ansätzen der Muskulatur an die Schale vorfindet (51^{II}), indem neben dem länglichen blassen Kern, der meist dem Seitenrande genähert ist, die Zelle von einem ziemlich kompakten Inhalt erfüllt ist, der sich ähnlich wie die Muskeln färbt und wahrscheinlich in der That durch die Bewegung der Geißeln eine ähnliche Kontraktilität erlangt hat. Bei *Nerita* bekleidet ein ähnliches Epithel nur den ventralen Theil des Renopericardialganges.

Die Niere, deren vorderer Theil über der Kiemenhöhle liegt, mündet durch einen sehr engen Porus rechts vom Hinterende der Kieme nach außen. Der ektodermale Bestandtheil ist hier nur sehr eng und ziemlich kurz, doch deutlich drüsig; an der rechten Wand der Urinkammer erstreckt sich eine kurze Strecke weit ein Fortsatz des ektodermalen Epithels nach hinten. Die Urinkammer ist hier sehr deutlich vom secernirenden Theil der Niere gesondert und liegt als ein weiter, aber von oben nach unten zusammengedrückter Raum unter jenem und grenzt nach unten an das Pericardium. Sie ist von einem niedrigen, vermuthlich nicht secernirenden Epithel bekleidet und steht mit der Niere hinten in Verbindung.

Bei *Helicina japonica* ist die Niere ziemlich klein, sie liegt mit ihrem Vorderende unter, im Übrigen rechts von dem bedeutend größeren, aber ganz auf die linke Seite des Thieres beschränkten Pericardium. Von ihrem vorderen Theil entspringt eine Urinkammer, die links von der Niere und ventral vom Pericardium nach hinten zieht, um neben dem Hinterende des letzteren emporzusteigen und in die Mantelhöhle auszumünden. Neben diesem Endtheil findet sich ein äußerst enger und sehr kurzer Renopericardialgang.

In völliger Übereinstimmung mit PELSENEER (35), bezüglich der Docoglossen auch mit WILLCOX (63), im Gegensatz jedoch zu HALLER muss ich nach meinen Studien an Gastropoden behaupten, dass eine sekundäre Leibeshöhle als ein von Nieren, Pericardium und den Blutgefäßen getrennter Raum durchweg fehlt. Nur Studium vollständiger Schnittserien kann über diese Frage entscheiden; einzelne Schnitte, wie z. B. die in Fig. 94 und 128 dargestellten, können wohl zu der Ansicht führen, dass hier eine sekundäre Leibeshöhle vorhanden ist, doch beweist die weitere Serie, dass der fragliche Raum in dem einen Falle die rechte Niere, in dem anderen das Pericardium darstellt. Die Eingeweide und die Muskulatur können wohl gelegentlich von Bindegewebszellen mehr oder weniger vollständig bekleidet werden, doch liegt niemals ein Grund vor, dieses für eine Auskleidung einer sekundären Leibeshöhle zu erklären. Die Existenz einer solchen bei Gastropoden ist theoretisch durchaus unwahrscheinlich und durch Beobachtung nicht zu erweisen.

Wenn man sich vorstellt, das Pericardium von *Navicella* würde sich noch weiter nach rechts und vorn ausdehnen, so dass es sich zwischen das Ovarium und den drüsigen Ausführungsgang einschöbe, so wäre denkbar, dass es mit dem Oviduct verschmölze und den Ausführungsgang vom Ovarium trennte. In einem solchen Falle würde ein Verhalten zu Stande kommen, welches demjenigen, das von den Cephalopoden bekannt ist, außerordentlich ähnlich wäre, und nach meiner Ansicht ist deren »Leibeshöhle« in der That in ähnlicher Weise durch starke Erweiterung des Pericardiums und Verschmelzung desselben mit den inneren Theilen der Ausführungsgänge der Keimdrüsen entstanden.

Nach diesen Darlegungen komme ich darauf zurück, dass die Zygobranchien mit Spiralschale durchaus als die primitivsten Gastropoden anzusehen sind. Bei Fissurelliden sind besonders als Kennzeichen einer abweichenden Entwicklung anzuführen: die flache, symmetrische Körperform, die Rückbildung der linken und die ungeheure

Ausdehnung der rechten Niere, die Rückbildung der Epipodialfalten und eine stärkere Koncentration des Nervensystems.

Die besonderen Eigenthümlichkeiten der Docoglossen sind durchweg als Merkmale einer höheren, abweichenden Entwicklungsrichtung anzusehen, so insbesondere die Rückbildung der ursprünglichen Kiemen und die Entwicklung besonderer sekundärer Kiemen theils ringsum unter dem Mantelrande, theils an der Decke der Mantelhöhle, die sich stark verflacht hat, sodann die Rückbildung des Schalen- und Mantelschlitzes und die Ausbildung retraktiler Mantelfühler, die gänzliche Rückbildung des Epipodiums, die Ausbildung der Mundpalpen und Schnauzenlappen, der Schneiderand des Kiefers, dem durch eine Überwachsung an seiner Innenseite die Palpen, sowie Knorpel und Zungenmuskeln angeheftet sind, ferner die eigenthümliche, häufig wunderbar lange Radula mit ablösbaren Schneiden, die starke Ausbildung des Kropfes und von Darmschlingen, die Lage der Keimdrüse, die sehr ungleiche Größe der Nieren, die Stärke der Mantelnerven und der Labialganglien, die Eigenthümlichkeiten des Herzens und dessen Trennung vom Darm. Auch das Fehlen eines Entwicklungsstadiums mit Spiralschale kann nur als sekundäres Verhalten angesehen werden. Demnach ist ein direkter Vergleich von Docoglossen mit Chitonen durchaus unstatthaft und kann nur zu falschen Resultaten führen, einige oberflächliche Ähnlichkeiten wie in der Radula, den Mantelkiemen und Mantelnerven sind bei eingehenderem Vergleich leicht als bloße physiologische Analogien klarzustellen und ihre Homologie kann mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Es ist am wahrscheinlichsten, dass Docoglossen und Fissurelliden von denselben Ausgangsformen mit symmetrischer Mantelhöhle und sehr ungleich großen Nieren abstammen, doch sind die ersteren sehr viel weiter abseits entwickelt als die letzteren, die nur durch weitergehende Reduktion der linken Niere wesentlich von dieser Ausgangsform abweichen.

Die Trochiden führen durch die Reduktion der rechten Kieme zu den Tänioglossen hin und stellen somit den phyletischen Hauptstamm unter den Rhipidoglossen dar. Von ihnen dürften auch die Neritiden abzuleiten sein, die in mehreren Organen sich sehr abweichend differenzirt haben; ich habe auf das Fehlen von Speicheldrüsen und auf die Eigenthümlichkeiten von Pericardium, Niere und Geschlechtsorganen hingewiesen. Ich will einige Ähnlichkeiten mit Docoglossen (Acmäiden) nicht unerwähnt lassen, so im Bau der Kieme und der Gegenwart des Sinnesstreifens am Mantel, die Annäherung an eine symmetrische Körperform, die Lippenzähnchen, die accessorischen Zungenknorpel, doch wird kaum ernstlich in Frage kommen können, ob hier Homologien oder Analogien vorliegen, denn besonders die Radula und der Geschlechtsapparat beweisen zur Genüge, dass zwischen beiden Gruppen keine nähere Verwandtschaft besteht.

Vergleich zwischen Gastropoden und Chitonen.

Nach diesen Erörterungen über die Ausgangsform der Gastropoden gehe ich dazu über, den wichtigen Vergleich derselben mit den Chitonen durchzuführen. Beide sind durch den Besitz eines söhligen Kriechfußes ausgezeichnet, dessen Muskulatur an der Schale den erforderlichen festen Anhalt findet. Hier wie dort ist seine Länge größer als seine Breite, doch wird der Unterschied bei Gastropoden nie so groß wie bei manchen Chitonen, z. B. Cryptoplax.

Während bei Chitonen das Notäum den ganzen Körper einschließlich des Kopfes ringförmig umzieht und sonst keine vortretende Falte vorhanden ist, haben die ältesten Gastropoden zwei über einander liegende Falten, das Epipodium und den Mantel, so dass die Frage entsteht, welche von beiden dem Notäum der Chitonen homolog ist.

Der Mantel ist bei *Haliotis* an den Seiten des Körpers ein ziemlich schmales Fältchen, das dem Schalenrande anliegt und diesen nebst dem Periostracum erzeugt. Denkt man sich die Mantelfalte abgeschnitten, so ist — von der sekundär, d. h. nach der Drehung, entstandenen Kiemenhöhle abgesehen — der von der Schale bedeckte Körpertheil rundlich, der Kopf wird nicht von der Schale bedeckt, während bei Chitonen die Schale im Ganzen mehr länglich ist und auch den Kopf bedeckt — ein sehr wichtiger Unterschied. Ein fernerer äußerst wichtiger Unterschied besteht darin, dass die Schale der Chitonen, wenn man sie als Ganzes betrachtet und von den Hinterrändern des ersten bis siebenten Stückes, die erst durch den Zerfall entstanden sind, absieht, ringsum keinen frei vortretenden Rand hat, während sie bei den ältesten Gastropoden ringsum mehr oder weniger weit übersteht, am weitesten über den beiden Kiemen, die durch lappenförmige Fortsätze überdeckt werden.

Da der Mantelrand durchaus dem Schalenrande entspricht, so muss auch er eine in zwei Lappen auslaufende Ringfalte bilden, dagegen wird bei Chitonen, weil der Schalenrand nicht übersteht, auch keine vortretende Mantelfalte vorhanden sein können. In der That wird bei ihnen der Schalenrand nebst dem Periostracum von einem kleinen, im Inneren verborgenen Fältchen, der sog. Mantelkante, erzeugt; demnach ist es zweifellos, dass dieses Fältchen, und nur dieses allein, dem Mantelrande der Gastropoden homologisirt werden darf, wenn überhaupt ein vollkommenes Äquivalent des letzteren bei Chitonen vorliegt. Ich halte diese Auffassung für so einleuchtend, ja selbstverständlich, dass ich nicht begreife, dass sie, die von mir schon früher vertreten ist (51[II] und 54), überhaupt Widerspruch finden konnte; solchen kann ich nur durch Unkenntnis der Verhältnisse oder mangelhafte Überlegung erklärlich finden.

Bei Gastropoden, z. B. *Lamellaria*, *Philine* etc. kann die Schale völlig vom Mantel überwachsen werden, was man mit dem Verhalten bei *Cryptochiton* vergleichen kann; die ältesten Gastropoden haben eben so wie die Lepidopleuriden, wenn man von den Apophysen absieht, rein äußere Schalen.

Da also der Mantel von Gastropoden der Mantelkante der Chitonen homolog ist, kann er dem Notäum nicht homolog sein, daher will ich nunmehr untersuchen, ob das Epipodium dem letzteren entsprechen kann.

Zunächst will ich darauf hinweisen, dass beide nicht nur an den Seiten des Körpers oberhalb des Fußes verlaufen, sondern auch, worauf ich sehr großes Gewicht lege, an den Seiten des Kopfes (vgl. Fig. 80 und 39[I], Fig. 16). Der Mantel der Conchiferen zeigt nie ein solches Verhalten, sondern er bedeckt nur den Kopf von oben her mehr oder minder weit. Darum sehe ich in diesem Umstande einen sehr gewichtigen Grund für die Homologie des Epipodiums mit dem Notäum. Man stelle sich vor, dass die Seitenränder der Chitonschale frei würden und sich nebst einem für ihre Erzeugung dienenden Fältchen verbreiterten, so würde dieses zum Notäum genau dieselbe Lage haben, wie der Mantelrand zum Epipodium von *Haliotis*.

Wie das Epipodium zeigt das Notäum am Rande und an der Unterseite Hautsinnesorgane, unter denen die sog. Seitenorgane von *Haliotis* und Lepidopleuriden besonders auffällige Übereinstimmung zeigen, während die häufig am Rande des Epipodiums stehenden Tentakel und die Stacheln am Rande des Notäums sich in jeder Gruppe sekundär ausgebildet haben. Auch die Kiemen der Chitonen haben sich erst sekundär entwickelt; die Gastropoden besitzen eben so wenig ein Äquivalent derselben wie die Chitonen etwas, das den Kiemen der Conchiferen entspricht. Ähnlich wie die Lateralfalte und der Rand des Notäums bei Chitonen hat sich bei *Haliotis* eine untere sensible Falte des Epipodiums von einer oberen abgetrennt, die analog dem Mantel mancher höheren Gastropoden zur Stütze und theilweisen Bedeckung der Schale dient; freilich findet sich darauf keine stärkere

Cuticularisirung oder gar Stachelbildung, wie denn überhaupt bei Gastropoden und allen anderen Conchiferen jede Andeutung von Spicula fehlt. Das scheint mir der einzige wesentliche Unterschied des Notäums und des Epipodiums zu sein.

Von größter Wichtigkeit für deren Homologie ist das Nervensystem. Wie das Epipodium ursprünglich zweifellos eine zusammenhängende Falte ist, an welcher sich erst weiterhin Tentakel ausbilden können, die sodann häufig, wie bei Fissurelliden und manchen Trochiden, ohne Zusammenhang vom Körper entspringen, wird sich höchst wahrscheinlich auch das epipodiale Nervensystem entwickelt haben, indem zuerst ein zusammenhängender Längsstrang vorhanden war, der durch zahlreiche Konnektive mit dem Schlundringe und den Pedalsträngen verbunden war, worauf mit der Ausbildung der Tentakel die von diesen ausgehenden queren Nervenzüge das Übergewicht über den Längsstrang erhielten und schließlich sich der letztere ganz rückbildete, so dass nur eine Reihe von Tentakelganglien übrig blieb, deren jedes durch ein Konnektiv mit den Pedalsträngen verbunden war.

In der ursprünglichen Form, wie ich sie annehme, entspricht das epipodiale Nervensystem so vollkommen den Lateralsträngen der Chitonen, dass wohl Niemand an deren Homologie zweifeln würde, wenn es in dieser Form bei Gastropoden vorläge, was allerdings, so weit die Verhältnisse bisher bekannt sind, nicht mehr der Fall ist, sondern nur das zweite Stadium, das aber im Grunde nur durch die Verstärkung der queren Nerven in Folge der Ausbildung der Tentakel unterschieden ist. Im Übrigen will ich auf das Nervensystem weiterhin noch zurückkommen.

Dass schließlich auch die Kiemenarterie von Chitonen, die am Grunde des Notäums verläuft, ähnliche Beziehungen zum Gefäßsystem des Fußes zeigt, wie das am Grunde des Epipodiums verlaufende Gefäß von *Haliotis*, sei hier nur kurz erwähnt. Demnach stimmen diese beiden Gebilde, das Notäum der Chitonen und das Epipodium der ältesten Gastropoden, so vollkommen mit einander überein, dass ihre Homologie völlig sicher feststeht.

Das erscheint mir sehr wichtig und ist unbedingt festzuhalten.

Plate's Ausspruch: »der Mantel der Chitonen ist eben so wie derjenige der Schnecken und Muskeln eine Duplikatur der Rückenhaut und himmelweit verschieden von dem Epipodium« ist eine Behauptung, die nur den Unkundigen irre zu führen vermag. Plate hat vergessen anzugeben, worin dieser »himmelweite« Unterschied liegt, und ich meinerseits finde das Notäum der Chitonen dem Epipodium in jeder Hinsicht weit ähnlicher als dem Mantel von *Haliotis*.

Wie ich schon früher (p. 313) erwähnte, ist die ringförmige Ausbildung des Notäums, das nicht nur vor dem Kopfe, sondern auch hinter dem After zusammenhängt, sehr wahrscheinlich nicht ursprünglich, sondern die Falte dürfte vorn am Kopfe und hinten in der Analgegend sich verschmälert und aufgehört haben, so dass sie sich darin ganz ähnlich verhielt, wie das Epipodium von *Haliotis*, denn die Kopffalte der letzteren gehört sehr wahrscheinlich nicht mit dazu, sondern ist der Kopffalte der Chitonen homolog, wenngleich sie höher und weiter von der Mundöffnung entfernt liegt als bei Chitonen. Ob die Ommatophoren von *Haliotis* noch mit zur Kopffalte gehören und den Enden der Kopffalte von Chitonen entsprechen oder mit den Augen entstandene Neubildungen sind, vermag ich nicht zu entscheiden.

Der Deckel der Gastropoden ist erst nach der Drehung entstanden, durch welche die über dem Hinterende des Fußes liegenden Eingeweidetheile nach vorn verlagert wurden, so dass der hintere Abschnitt des Fußes ein rein muskulöses, weit über die Eingeweide hinausragendes Gebilde wurde, dessen große Dorsalfläche beim Zurückziehen in die Schale nach außen gewendet wurde, indem der Fuß sich ganz ähnlich wie beim Einrollen der Chitonen zusammenkrümmte. Diese große Dorsalfläche des hinteren Fußendes, welche eben darum, weil sie erst durch die Drehung entstanden ist, bei anderen Mollusken kein Äquivalent hat, bedeckte sich zum Schutze des zurückgezogenen Thieres mit einem dünnen, spiralgewundenen Conchinblättchen, das bei *Haliotis*, Fissurelliden und zahlreichen anderen Gastropoden wieder verloren gegangen ist.

Die Schale der Gastropoden ist in der ersten Anlage als ein rundliches, nur hinten in zwei Lappen verlängertes, wenig verkalktes Gebilde zu denken, das zunächst nur die Eingeweide bedeckte und den Kopf frei ließ. Mit dieser rundlichen Form hängt es zusammen, dass sie sich nicht wie die längliche Schale der Chitonen in quere Stücke zertheilte, denn die hinteren Lappen stehen ja frei über und dienen keinem Körpermuskel zur Insertion.

Demnach sind, wenn man von der erst später erfolgten Aufthürmung absieht, die Unterschiede der Gastropoden- und Chitonenschale diese: jene einheitlich, diese in acht Folgestücke zerfallen, jene mit zwei, durch einen Schlitz getrennten, hinteren Lappen, diese länglich, ohne Schlitz, jene mit einem mittleren Centrum, diese mit acht Wachsthumscentren, die bei den sieben vorderen Stücken am Hinterrande, nur bei dem hintersten in der Mitte liegen, jene vollkommen äußerlich, diese mit vorderen Apophysen, die im Inneren der Haut stecken, jene am Rande über den Körper vorragend, diese bis zum Rande dem Körper unmittelbar aufliegend. Auch in der Struktur ist durch die Ausbildung des Articulamentums der Chitonen eine bedeutende Differenz gegen die Schalen der übrigen Mollusken bedingt und endlich enthalten diese niemals Epithelfortsätze wie bei Chitonen.

Diese sehr bedeutenden Unterschiede scheinen mir eine Homologie auszuschließen und sie mögen es wünschenswerth erscheinen lassen, die Schale der Gastropoden, die sich im Wesentlichen eben so wie bei den übrigen Mollusken verhält, auch anders zu benennen als die der Chitonen. Ich schlage daher vor, alle Molluskenschalen als Testa zu bezeichnen, dagegen die Schalen der eigentlichen Mollusken, mit Ausschluss der Chitonen, als Concha. Das scheint mir dem Sprachgebrauch vollkommen zu entsprechen; alle Mollusken sind Testacea, die mit Ausschluss der Chitonen dagegen Conchifera.

Von größter Wichtigkeit ist der Vergleich der Kiemen von Chitonen und Gastropoden, ein bisher noch ganz unklares Gebiet. Ich glaube zuerst behauptet zu haben, dass dieselben nicht homolog sind (48), und PLATE hat dann die gleiche Ansicht ausgesprochen, während z. B. PELSENEER glaubt, eine der zahlreichen Kiemen von Chitonen mit der der Gastropoden homologisiren zu dürfen.

Was zunächst die Kiemenhöhle anlangt, so folgt aus der Homologie des Notäums mit dem Epipodium, dass der Kiemenhöhle der Chitonen der Raum zwischen dem Epipodium und dem Fuße bei Gastropoden entspricht, in diesem liegen aber keineswegs deren Kiemen, sondern unmittelbar unter den beiden Mantellappen, mit denen sie in jeder Beziehung aufs engste verbunden sind, demnach müssen sie schon in der ursprünglichen hinteren Lage zwischen Mantel und Epipodium, also über diesem gelegen haben.

Sodann sind die beiden Gastropodenkiemen in ihrer ursprünglichen Lage nach hinten gerichtet zu denken, indem ihre Dorsalseite, welche dem Mantel zugewendet ist, das Vas efferens enthält und an der Oberfläche einen Streifen sensiblen Epithels, das »Osphradium«, trägt, wobei ich davon absehe, dass die Kiemenblätter bei den jetzt bekannten Zygobranchien sich über das untere Ende der Rhachis hinaus immer weit auf den Mantel fortsetzen, was man als sekundäre Erwerbung ansehen kann; damit hängt wohl auch die dreikantige Form der Kieme zusammen; dagegen stehen die im Querschnitt ovalen Kiemen der Chitonen stets frei nach unten, die äußere, dem Notäum zugewendete Seite enthält freilich gleichfalls das Vas efferens, zuweilen auch einen Streifen sensiblen Epithels. Auch im feineren Bau der Kiemen giebt es wichtige Unterschiede, wie den medianen Spaltraum und das Fehlen der subepithelialen Kiemenstäbchen bei Chitonen.

Von größter Wichtigkeit ist die verschiedene Innervirung, bei Chitonen von den Lateralsträngen, bei Gastropoden von der diesen Strängen nicht homologen Visceralkommissur; darauf will ich beim Nervensystem näher eingehen (vgl. 39^{III}, p. 409 ff.).

Auch die Beziehung der Arteria branchialis zum übrigen Gefäßsystem ist zwar in beiden Gruppen ähnlich, doch scheint mir das mehr auf Analogie zu beruhen und kein Grund gegen meine Annahme zu sein, dass die Kiemen von *Haliotis* weder der Gesammtheit der Chitonkiemen, noch einer derselben homolog sind. Es könnte wohl überhaupt nur die letztere Annahme ernstlich in Betracht kommen, da jede einzelne Chitonkieme dem Ctenidium von Rhipidoglossen ähnlich beschaffen ist, wenngleich natürlich physiologisch die ganze Reihe dem letzteren entspricht.

Ein Äquivalent der Ctenidien giebt es bei Chitonen ganz gewiss nicht, auch kein vollkommenes Homologon der Chitonkiemen bei Rhipidoglossen, doch dürften die am Rande des Epipodiums von *Haliotis* außer den Tentakeln befindlichen Fortsätze sehr wohl im Stande sein, die Athmung zu unterstützen. Ihre Lage ist freilich nicht dieselbe wie die der Chitonkiemen, weil diese ja am Grunde des Notäums, nicht am Rande stehen. In dieser Hinsicht haben sie eine gewisse Ähnlichkeit mit einigen Läppchen, die ich am Grunde des Epipodiums von *Trochus tenebricus* Rv. beobachtet habe, ohne deren Bau und Funktion näher erforschen zu können.

Interessant ist ein Vergleich der Sinnesorgane von *Haliotis* und Chitonen; ich stelle sie zunächst in folgender Weise neben einander:

Haliotis	*Lepidopleurus*
Tentakel am Epipodium, Kopf und Mantel	—
Augen	—
Kopffalte	Kopffalte
Seitenorgane am Epipodium und Fuß	Seitenorgane und andere Sinnesorgane der Kiemenhöhle (Plate's »Osphradien«)
—	sensible Streifen an den Kiemen
Osphradium	—

Haliotis	*Lepidopleurus*
sensibles Epithel am Rüssel und in der Fußsohle	sensibles Epithel am Rüssel und in der Fußsohle
—	Subradularorgan.
Otocysten.	—

Die auffälligste Erscheinung ist die ungemein reiche Ausstattung mit Tentakeln bei *Haliotis* einerseits und ihr gänzliches Fehlen bei Chitonen andererseits. Da bei letzteren nichts auf einen Verlust solcher Organe hinweist, muss man annehmen, dass ihre Entwicklung bei *Haliotis* eine höhere Organisationsstufe gegenüber den Chitonen darstellt. Da also ihre Neubildung bei Gastropoden erfolgt ist, hat man zu überlegen, wie sich die an den verschiedenen Orten stehenden Tentakel zu einander verhalten. Die wenigen am Mantelschlitz von *Haliotis* stehenden dürften unabhängig von den übrigen entstanden sein, dagegen verhalten sich die beiden Kopftentakel in jeder Hinsicht denen am Rande des Epipodiums so vollkommen ähnlich, dass ich es für überaus wahrscheinlich halte, dass sie ihnen morphologisch gleichwerthig und als Endtentakel des Epipodiums anzusehen sind, welches an ihnen endigt und in seinem vorderen Theile von den seitlichen Anschwellungen des Schlundringes innervirt wird. Das Verhältnis würde hier ganz ähnlich sein, wie bei Polychäten, bei denen häufig Parapodialcirren als Kopftentakel fungiren, während ihre Primärtentakel höchst wahrscheinlich der Kopffalte von *Haliotis* entsprechen.

Da bei Chitonlarven Augen angelegt werden, so ist es wahrscheinlich, dass diese denen von *Haliotis* homolog und in Folge der vorderen Verlängerung des Notäums über dem Kopfe rückgebildet worden sind. Man dürfte sie dann entweder in den Enden der Kopffalte erwarten, die ja von den Lateralsträngen innervirt werden, oder neben diesen Endzipfeln. Für die letztere Annahme könnte der Umstand sprechen, dass bei *Lepidopleurus cajetanus* und *asellus* in konstanter Lage neben diesen Zipfeln unter den Lateralsträngen in einem mit zahlreichen Sinneszellen ausgestatteten Felde ein paar kleine Einsenkungen bemerkbar sind, in deren Grunde die Zellen etwas pigmentirt sind; es wäre recht möglich, dass hier Überreste der Larvenaugen vorliegen. In diesem mir wahrscheinlicheren Falle würden die Ommatophoren von *Haliotis* im Vergleich mit den Chitonen als Neubildung anzusehen sein.

Aus diesen Erwägungen geht weiter hervor, dass ich die Kopffalten von *Haliotis* und Chitonen für homolog und, da sie bei letzteren das einzige differenzirte Sinnesorgan am Kopfe sind, für das primäre Sinnesorgan des Molluskenkopfes halte, das bei Gastropoden durch die sekundär entstandenen Tentakel überflügelt wird und sich schon bei manchen Rhipidoglossen rückgebildet hat.

Die bei *Haliotis* hauptsächlich an der Unterseite des Epipodiums in großer Zahl zerstreuten Sinneshügel, die ich mit Béla Haller als Seitenorgane bezeichnet habe, sind denen an der Unterseite des Notäums von Lepidopleuriden nach Lage und Innervirung so vollkommen ähnlich, dass man keinen Grund hat, an ihrer Homologie zu zweifeln. Auf Grund meiner Homologisirung des Notäums mit dem Epipodium hatte ich schon längst erwartet, bei Chitonen solche Sinnesorgane zu finden, und da ich sie endlich wirklich gefunden habe, kann ich in ihrem Vorkommen nur eine Bestätigung meiner Ansicht erblicken.

Die Chitonen haben auch in der Nähe der Lateralstränge verschiedene mehr oder minder deutlich ausgebildete Hautsinnesorgane, unter denen ein Paar, das hinten neben dem After gelegen ist, von Plate sehr mit Unrecht als Homologon des »Osphradiums« von *Haliotis* etc. angesehen wird.

Es deutet bei Chitonen nichts darauf hin, dass sie die Ctenidien der Conchiferen verloren haben, sondern im Gegentheil ist es, wie ich noch nachweisen werde, im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die gemeinsame Urform dieselben noch nicht besessen hat. Diese hinteren Sinneshügel sind morphologisch denen, die sich gelegentlich vor den Kiemen finden, durchaus gleichwerthig und vielleicht Reste eines sensiblen Streifens am Grunde des Notäums unterhalb von den Lateralsträngen. In dieser Linie liegen auch die Kiemen; vielleicht sind auch sie Anfangs mehr sensible Fortsätze gewesen, worauf die Streifen von Sinnesepithel an ihrer Außenseite hinweisen könnten, die bei Lepidopleuriden von besonderen kleinen Ganglien innervirt werden.

Was die Homologie dieser Streifen mit den Osphradien von *Haliotis* anlangt, so ist durch die Erörterung über die Homologie der Kiemen auch diese Frage erledigt, denn natürlich können diese Sinnesorgane nicht homolog sein, wenn die Kiemen es nicht sind. Im Übrigen sind sie einander sicherlich sehr ähnlich, in beiden Fällen Streifen von Sinnesepithel über dem Vas efferens, also an der Außenseite der Kiemen, was jedenfalls mit ihrer Funktion, das von außen zuströmende Athemwasser zu prüfen, in Beziehung zu bringen ist. Plate scheint nach seinen Erörterungen über diese Sinnesorgane

(39^{III}, p. 428 ff.) zu schließen, von der ursprünglichen Form der Osphradien keine richtige Vorstellung zu haben, da er schreibt, sie lägen auf der Seite des Vas afferens neben, nicht auf der Kieme. Das ist falsch, denn wie ich nochmals hervorhebe, liegen sie ursprünglich auf der Kiemenrhachis an der Seite des Vas efferens, so dass ihre Ähnlichkeit mit den Streifen auf den Kiemen der Lepidopleuriden um vieles größer ist als mit den hinteren Sinneshügeln. Wenn man für die letzteren nach homologen Gebilden sucht, so mögen eher die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchien in Betracht kommen.

Dass das sensible Epithel in der Fußsohle von Chitonen und *Haliotis* und eben so das neben der Mundöffnung homolog ist, braucht kaum erwähnt zu werden. Bei Patelliden haben sich, wie ich p. 335 beschrieben habe, ein paar — nach ihrer Innervirung zu schließen — höchst empfindliche Palpen ausgebildet, offenbar aus dem sensiblen Epithel an der Mundöffnung. Da ihre gangliösen Bestandtheile mit der hier besonders stark entwickelten unteren Hälfte des Schlundringes in Verbindung stehen, könnte man an eine Homologie mit dem Subradularorgan der Chitonen denken, doch kann das mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Ihre Lage ist verschieden, nicht in dem Subradularsacke, sondern neben der Mundöffnung, ihre Form ist verschieden, die Ganglien sind nicht ein paar rundliche Knoten, die durch eine Kommissur verbunden sind, sondern unregelmäßige Massen, ohne Verbindung mit der anderen Seite.

Demnach hat das Subradularorgan der Chitonen bei Patelliden kein Homologon, wie Haller meinte, und eben so wenig bei irgend einem mir bekannten Gastropoden, es ist hier offenbar rückgebildet, hat aber bei der Ausgangsform der Conchiferen noch bestanden, wie aus seinem Vorkommen bei Dentalien hervorgeht.

Otocysten fehlen den Chitonen ganz und sind sicher erst von den Conchiferen erworben. Sie werden ursprünglich von der ihnen zunächst liegenden Stelle der Pleuropedalganglien innervirt.

Ziemlich einfach gestaltet sich ein Vergleich der Hautdrüsen von Chitonen und *Haliotis*, wobei ich von den zerstreuten Becherzellen absehe, die überall das Material für besondere Drüsenbildungen liefern. Im Fuße von *Haliotis* habe ich unterschieden die kleine »vordere Fußdrüse«, die muköse »Lippendrüse« und die Sohlendrüse, die noch vollkommen epithelial ist. Wahrscheinlich werden die beiden letzteren in den epithelialen Drüsenzellen der Sohle des Chitonenfußes ihr Homologon finden, von denen sich die vorderen mukösen ausnahmsweise, wie bei *Trachydermon marginatus*, zu großen subepithelialen Massen umbilden können. Für die vordere Fußdrüse, die ich nur an einem noch recht jugendlichen Exemplar von *Haliotis tuberculata* gesehen habe, finde ich bei erwachsenen Chitonen kein Äquivalent, indessen halte ich es für höchst wahrscheinlich, dass ihr die große eingestülpte Drüse der Chitonenlarven homolog ist.

Dass die Hypobranchialdrüse von *Haliotis* bei Chitonen ohne Äquivalent ist, geht aus dem, was ich über den Mantel gesagt habe, zur Genüge hervor. Andererseits ist auch bei Gastropoden kein Homologon der drüsigen Bildungen an der Innen- und Außenseite der Kiemenhöhle von Chitonen vorhanden, denn die drüsigen Streifen am Fuße einiger Patelliden sind den pedalen Streifen mancher Chitonen eben so wenig homolog wie die mancher Dorididen, sondern nur analoge Bildungen, unter ähnlichen Verhältnissen entstanden.

Ein Vergleich der Muskulatur von *Haliotis* und Chitonen ist darum schwer durchzuführen, weil durch die Aufthürmung und die Drehung der Gastropoden gerade die Muskeln sehr stark verändert sind. Man hat bei ihnen ursprünglich offenbar zwischen Fuß und Schale jederseits eine Muskelmasse anzunehmen, die aber durchaus nicht einem einzigen Muskel entspricht, sondern einer Mehrzahl von solchen, indem sie nicht nur Homologa der Transversalmuskeln von Chitonen, sondern höchst wahrscheinlich auch Theile des ursprünglichen Hautmuskelschlauches enthält. Diese Verhältnisse sind bei Lamellibranchien besser erkennbar, da die Bestandtheile deutlich gesondert sind.

Im Gegensatz zu dieser weitgehenden Umwandlung der Fußmuskulatur zeigt die im Kopfe von *Haliotis* sehr primitive Verhältnisse, was damit zusammenhängt, dass hier durch die Ausbildung der Schale keine Veränderungen hervorgerufen sind. Demnach steht nichts der Ansicht entgegen, dass im Kopfe und Nacken der ältesten Gastropoden die dorsale Leibeswand mit ihren vier Schichten, welche dem Hautmuskelschlauch der Solenogastren so auffällig ähnlich erscheint, thatsächlich ein Rest des primitiven Hautmuskelschlauches ist.

Von großer Wichtigkeit ist ein Vergleich des Nervensystems von *Haliotis* und Chitonen; ich habe einen solchen schon früher (48 und 51^I) durchgeführt und will hier nochmals im Zusammenhang meine Ansicht darlegen, da weder die deutschen Zoologen und Pelseneer, welche das Epipodium für eine zum Fuße gehörige Bildung ansehen, noch die französischen Forscher, welchen dasselbe als eine Mantelbildung erscheint, sich meiner Ansicht angeschlossen haben, obwohl diese zwischen beiden vermittelt und, wie ich glaube, den richtigen Gedanken beider Rechnung trägt.

Die Schlundringe beider Thiergruppen stimmen so vollkommen überein, dass ihre Homologie im Ganzen kaum bezweifelt werden kann. Die Veränderungen sind die folgenden:

1) Da das Epipodium sich nicht wie das Notäum der Chitonen bis über den Kopf fortsetzt, sondern an dessen Seiten endigt, giebt der mittlere Theil des oberen Schlundringes keine Nerven ab, welche den vorderen Nerven des Notäums von Chitonen entsprechen.

2) Das Subradularorgan ist bei *Haliotis* rückgebildet, demnach fehlen auch die dazu gehörenden Ganglien; doch geht von der entsprechenden Stelle des unteren Schlundringes ein Nervenpaar ab, das über dem subradularen Blindsack verläuft und jedenfalls den Konnektiven entspricht, durch welche bei Chitonen der Schlundring mit den Subradularganglien verbunden wird.

3) Die vorderen Eingeweideganglien sind bei *Haliotis* hufeisenförmig, ohne vordere Kommissur; die vorderen und hinteren Knoten der Chitonen dürften mit einander verschmolzen sein. Hier sei erwähnt, dass bei den ältesten Gastropoden am Mundeingange der p. 334 beschriebene sensible Wulst gelegen ist, der bei Chitonen nicht vorhanden ist, doch verläuft in derselben Gegend bei ihnen das Konnektiv zwischen Schlundring und vorderem Buccalganglion unter dem Epithel, das vielleicht hier ursprünglich gleichfalls sensibel gewesen ist und möglicherweise mit der Entstehung dieser Konnektive in Verbindung gebracht werden kann. Bei Rhipidoglossen dürfte der Verlauf dieser Konnektive mit der Vereinigung der vorderen und hinteren Buccalganglien sekundär verändert sein.

Von den ventralen Theilen des Schlundringes gehen mehrere Lippennerven ab, die offenbar vollkommen homolog sind. Im Übrigen versorgt der Schlundring die Kopffalte, die Augen und die vorderen Theile des Epipodiums sammt den großen Endtentakeln. Hierbei ist das zu berücksichtigen, was ich p. 363 über diese Sinnesorgane gesagt habe: die Tentakel von *Haliotis* sind Neubildungen, die Augen wahrscheinlich bei Chitonen rückgebildet, dagegen sind die Kopffalten homolog.

Während die Chitonen zwischen dem Schlundringe und den Pedalsträngen jederseits nur ein Konnektiv besitzen, sind deren bei *Haliotis* zwei vorhanden, so dass eins davon als Neubildung anzusehen ist. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass das obere »Cerebropleuralkonnektiv« eine Neubildung ist, dafür spricht vor Allem der

Umstand, dass die Epipodialnerven und auch die Nerven der dorsalen Leibeswand nicht von ihm, wie man nach der Theorie LACAZE-DUTHIERS' annehmen müsste, sondern von den Cerebropedalkonnektiven abgehen. Die letzteren sind also, wie auch sonst meist angenommen wird, denen der Chitonen homolog, dessgleichen sind in der Hauptsache die Pedalstränge homolog. Dabei ist indessen Folgendes zu berücksichtigen:

Während die Pedalstränge der Chitonen außer den Konnektiven zu den Seitensträngen nur den Fuß, und zwar dessen Muskulatur und sensible Sohle innerviren, treten von den Pedalsträngen bei *Haliotis* außer den Nerven zum Epipodium nicht nur ganz ähnliche und sicher homologe Fußnerven ab, sondern auch solche zur dorsalen Leibeswand, welche bei Chitonen von den Lateralsträngen aus innervirt wird. Die hinteren dorsalen Nerven innerviren zwar bei *Haliotis* nur den Fuß, sind aber doch ursprünglich jedenfalls Nerven der dorsalen Leibeswand gewesen und erst nach der Drehung zu reinen Fußnerven geworden (vgl. p. 329).

Diese Nerven mögen nun wohl auf den ersten Blick zu Gunsten der Ansicht von LACAZE-DUTHIERS und seiner Schule sprechen, wonach die Lateralstränge der Chitonen dem oberen Theile der Pedalstränge von *Haliotis* sammt den Cerebropleuralkonnektiven homolog sind. Ich habe schon gesagt, dass die vordersten dieser Nerven nicht von den Cerebropleural-, sondern von den Cerebropedalkonnektiven abgehen, womit für diese die Ansicht der französischen Forscher hinfällig wird. Schwieriger ist der Beweis, dass die weiteren Nerven nicht im Sinne der bezeichneten Auffassung zu deuten sind. Meines Erachtens wird man zugeben müssen, dass gewisse Bestandtheile der Lateralstränge von Chitonen in den Pedalsträngen von *Haliotis* enthalten sind, ohne dass darum jene als Ganzes in diesen aufgegangen sind. Die Bauchstränge dürften vielmehr schon von vorn herein solche dorsale Nerven abgegeben haben, und erst durch Annäherung der Seitenstränge an die Bauchstränge kamen jene in die Nähe der bezeichneten Nerven, und dadurch vereinigten sich die letzteren mit den Konnektiven und treten danach von den Lateralsträngen ab, so dass ihr Verhalten bei *Haliotis* das primitivere ist.

Zu diesen dorsalen Nerven rechne ich auch die beiden vom Vorderende der Pedalstränge abgehenden Mantelnerven, da der Mantel ja doch ein Derivat der dorsalen Körperwand ist und diese Nerven sich im Wesentlichen so wie die übrigen Dorsalnerven verhalten. Nur bei der Annahme erscheint mir ihr Abgang von den

Pedalsträngen verständlich, dass hier primitive Verhältnisse vorliegen und die Bauchstränge der Gastropoden ursprünglich nicht allein den Fuß innerviren, sondern das Hauptcentrum des ganzen Körpers mit Ausnahme des Kopfes darstellen.

Erst durch Abtrennung der Pleuralganglien mit den Mantelnerven und Rückbildung des Epipodiums werden die Pedalstränge auf die Innervirung des Fußes beschränkt.

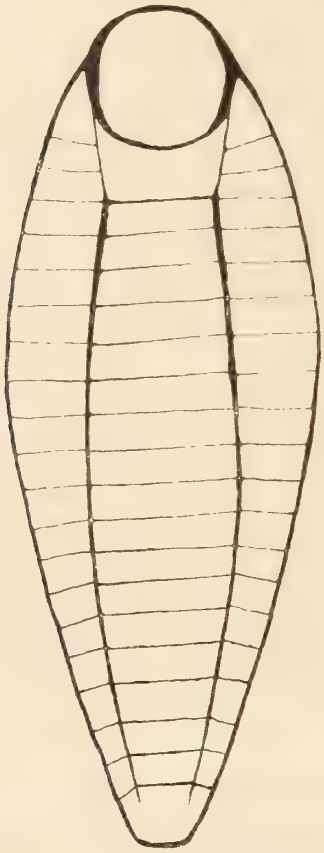
In ganz derselben Weise wie die Konnektive zu den Lateralsträngen der Chitonen gehen bei *Haliotis* von den Seitentheilen des Schlundringes, den Cerebropedalkonnektiven und den Pedalsträngen zahlreiche Nerven zum Epipodium. Ich habe schon p. 359 ausgeführt, dass ich einen der äußeren Erscheinungsform des Epipodiums parallelen Entwicklungsgang des dazu gehörenden Nervensystems annehme, zuerst einen Längsstrang am Grunde des Epipodiums mit zahlreichen Konnektiven, dann eine stärkere Ausbildung der letzteren in Folge der Entwicklung der Tentakel und schließlich völlige Trennung der Tentakelganglien von einander.

Es ist gegenwärtig kaum mehr zweifelhaft, dass die zahlreichen Konnektive zu den Lateralsträngen bei Chitonen das ursprüngliche Verhalten darstellen, und in dieser Form ist ihre Übereinstimmung mit den Epipodialnerven von *Haliotis* eine ganz vollkommene, so dass es mir einfach absurd erscheint, sie als nicht homolog anzusehen. Dass überhaupt das Epipodium nur dem Notäum der Chitonen homologisirt werden kann, habe ich p. 358, 359 nachgewiesen. Das epipodiale Nervensystem, das bei der so primitiven *Haliotis* einen recht bedeutenden Theil des Gesammtnervensystems ausmacht und reichliche Ganglienzellen enthält, bei Homologisirungsversuchen einfach unberücksichtigt zu lassen, ist die größtmögliche Willkürlichkeit.

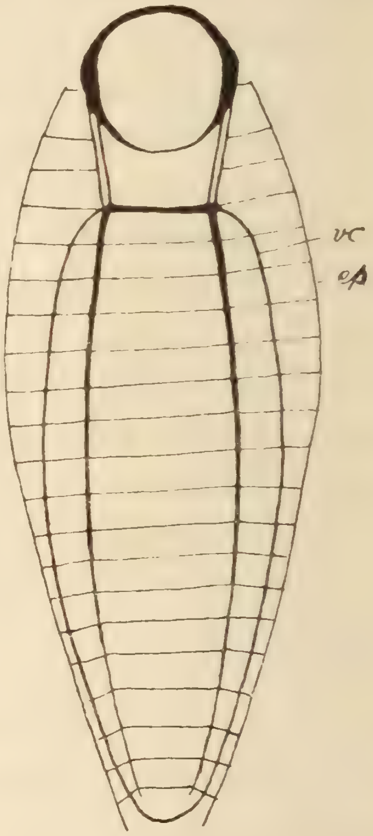
Dass das überhaupt möglich gewesen ist, erklärt sich aus der historischen Entwicklung der Frage, indem man weder über die Ausgangsform der Gastropoden im Klaren war, was hier gerade von größter Bedeutung ist, noch über die Homologie des Notäums und der Kiemen von Chitonen etwas eingehender nachgedacht hatte, auch die Lateropedalkonnektive bei Chitonen nicht kannte. Zudem kommt noch, dass sich bei Gastropoden ein anderer Bestandtheil des Nervensystems findet, der bei oberflächlicher Betrachtung den Lateralsträngen der Chitonen vergleichbar schien: die Visceralkommissur. Innerviren diese beiden doch die Kiemen und den »Mantel« und sind sie doch in ihrer Lage und Beziehung zum übrigen Nervensystem häufig recht ähnlich. Hier ist es unbedingt erforderlich, nur die primitivsten

Gastropoden zum Vergleich mit den Chitonen heranzuziehen (Textfig. 12 und 13).

Da meines Erachtens *Haliotis* durchaus die primitivsten Verhältnisse in der Ausbildung der Visceralkommissur zeigt, lege ich sie dem Vergleich zu Grunde, wobei ich nur von der Drehung absehe. Hier ist die Visceralkommissur ein im Wesentlichen gleichmäßig starker, größtentheils gangliöser Strang, der vom Vorderende der Pedalstränge entspringt, hinten unter dem Enddarm zusammenhängt und hauptsächlich die beiden Mantellappen innervirt, während er zu den Ganglien der beiden Kiemen in nächster Beziehung steht. Mantellappen und Kiemen sind nun aber, wie ich p. 358, 361 nachgewiesen habe, dem Notäum und den Kiemen der Chitonen sicher nicht homolog, dazu kommt, dass die Lateralstränge der letzteren stets vom Schlundring abgehen und mit ihm in engster Beziehung stehen, was sich besonders in der Innervirung der Kopffalte, auch in den vorderen Nerven des Notäums ausdrückt, die man aufs beste den vorderen Epipodialnerven von *Haliotis*, aber ganz gewiss keinem Nerven der Visceralkommissur homologisiren kann.



Textfig. 12.



Textfig. 13.

Textfig. 12. Schema des Nervensystems der Chitonen (ohne die Buccalganglien). Textfig. 13. Dasselbe von der Urconchifere.

Ferner giebt es zwischen den Pedalsträngen und der Visceralkommissur niemals Konnektive, die sich den Lateropedalkonnektiven von Chitonen homologisiren ließen.

Am wenigsten Gewicht lege ich auf den Umstand, dass die Visceralkommissur hinten unter, die Lateralstränge über dem Enddarm zusammenhängen, obwohl dieser Unterschied ganz konstant ist, denn, wie ich früher angegeben habe, ist es mir nicht unwahrscheinlich, dass das Notäum ursprünglich hinten unterbrochen war und dem entsprechend könnten auch die Lateralstränge hinten ohne Zusammenhang gewesen sein.

Es fällt hiernach jeder Grund fort, die Visceralkommissur von *Haliotis* mit den Lateralsträngen der Chitonen zu homologisiren, da 1) ihre Verbindung mit dem übrigen Nervensystem wesentlich verschieden ist, da 2) die von ihnen innervirten Organe nicht homolog sind und da 3) bei *Haliotis* ein anderer Bestandtheil des Nervensystems, die Epipodialganglien, mit sehr viel größerer Berechtigung den Lateralsträngen homolog zu setzen ist.

Es ist bei *Haliotis* also in jedem Falle ein Bestandtheil des Nervensystems mehr vorhanden als bei Chitonen, der als Neubildung anzusehen ist; diese Neubildung ist nach meiner Ansicht die Visceralkommissur, und sie ist bedingt durch die Entstehung der beiden Ctenidien und der sie bedeckenden Mantellappen. Da bei Chitonen jede Andeutung der Visceralkommissur fehlt, wird man annehmen müssen, dass die Ausgangsform, von der sie sich abtrennten, auch die Ctenidien noch nicht besessen hat, wie denn überhaupt jeder Rest von solchen fehlt, auch die »Osphradien« PLATE's haben mit denen von *Haliotis* nicht das Geringste gemeinsam als eine entfernte Ähnlichkeit in der Lage neben dem After.

Sehr schwierig erscheint mir eine Beantwortung der Frage, in welcher Weise die Visceralkommissur sich gebildet habe, und ich muss bekennen, dafür keine plausible Erklärung abgeben zu können, wie denn auch Alles, was sonst darüber geschrieben ist, nach meiner Ansicht völlig in der Luft schwebt. Es mag sein, dass der Plexus zwischen Bauch- und Seitensträngen irgendwie dabei betheiligt gewesen ist, oder dass ein Streifen sensiblen Epithels den Ausgang für den Nervenstrang gebildet hat oder sonst etwas Ähnliches; weder das vergleichend-anatomische Verhalten, noch die ontogenetische Entstehung der Visceralkommissur scheint mir darauf Licht zu werfen.

Sicherlich ist es höchst beachtenswerth, dass sich die Visceralkommissur bei Gastropoden und besonders bei Lamellibranchien in hohem Maße weiter entwickelt hat und zuweilen zum Hauptbestandtheil des Nervensystems geworden ist, während das Epipodium mit seinem Nervensystem sich nur bei Rhipidoglossen erhalten hat, allen anderen Conchiferen aber verloren gegangen ist.

Der Darmtrakt ist in seiner ganzen Gestaltung bei *Haliotis* und Chitonen so ähnlich, dass an einer Homologie der Haupttheile: ektodermaler Pharynx mit Radula, entodermaler Mitteldarm mit Kropf, Magen und paariger Leber, sowie gewundenem Enddarm nicht zu zweifeln ist. Dabei sind aber doch einige Punkte zu erörtern.

Die Radula der Rhipidoglossen ist zwar immer schon in einen Mitteltheil und zwei Seitentheile mit verschieden geformten Platten differenzirt, trotzdem steht sie der hypothetischen Ausgangsform bedeutend näher als die Radula der Chitonen, denn dort finden sich noch häufig Schneiden an allen Platten, diese sind von gleichartigem Stoff und in einer Vielzahl in jeder Querreihe, während bei Chitonen von den Seitenplatten nur eine mit einer Schneide versehen ist, die nur ausnahmsweise fehlt, ferner die große »Hakenplatte« eine pigmentirte, ablösbare Schneide von größerer Härte trägt und die Zahl der Platten eines Gliedes kleiner ist als bei irgend einem Rhipidoglossen — das scheinen mir durchweg sekundäre Veränderungen zu sein.

Vielleicht hat man auch die eigenthümlichen Gasblasen in den Knorpeln der Zunge von Chitonen als sekundäre Erwerbung anzusehen, da solche sonst nirgend vorkommen.

Dagegen findet sich bei Rhipidoglossen der sog. Kiefer, der den Chitonen noch fehlt und durch eine einfache Cuticula ersetzt wird; er dient in der Hauptsache nur dazu, die der Radula gegenüberliegende Wand der Mundhöhle vor Verletzungen durch die großen Zahnplatten zu schützen, und da die Zunge zwischen den Knorpeln in der Mitte eine Rinne zeigt, erklärt sich durch die beiden hierdurch bewirkten Wülste die Paarigkeit des Kiefers, sowie die Ausbildung einer häufig mit kleineren Zähnchen besetzten Rhachispartie der Radula.

Was die Drüsen der Mundhöhle anlangt, so habe ich (51^{III}, p. 663) bei Gastropoden »Buccal- und Speicheldrüsen« unterschieden und kurz erwähnt, dass bei Chitonen nur die ersteren vorkommen. Nach ihrem Verhalten bei Gastropoden ist anzunehmen, dass diese drüsigen Säcke gegenüber der Radula nur die physiologische Aufgabe haben, mit ihrem wahrscheinlich mukösen Sekret das Epithel der dorsalen Schlundwand hinter dem Kiefer vor Verletzungen durch die Radulazähne zu schützen. Sie entsprechen in jeder Hinsicht vollkommen den bei Chitonen allein vorkommenden Buccaldrüsen und ich zweifle nicht an ihrer Homologie. Demnach fehlen den Chitonen die Speicheldrüsen, welche bei *Haliotis* vor und unter diesen Säcken ausmünden, vollkommen, und ich kann sie nur als Neubildung im Vergleich mit den Chitonen ansehen, zumal da sie auch bei Scaphopoden fehlen.

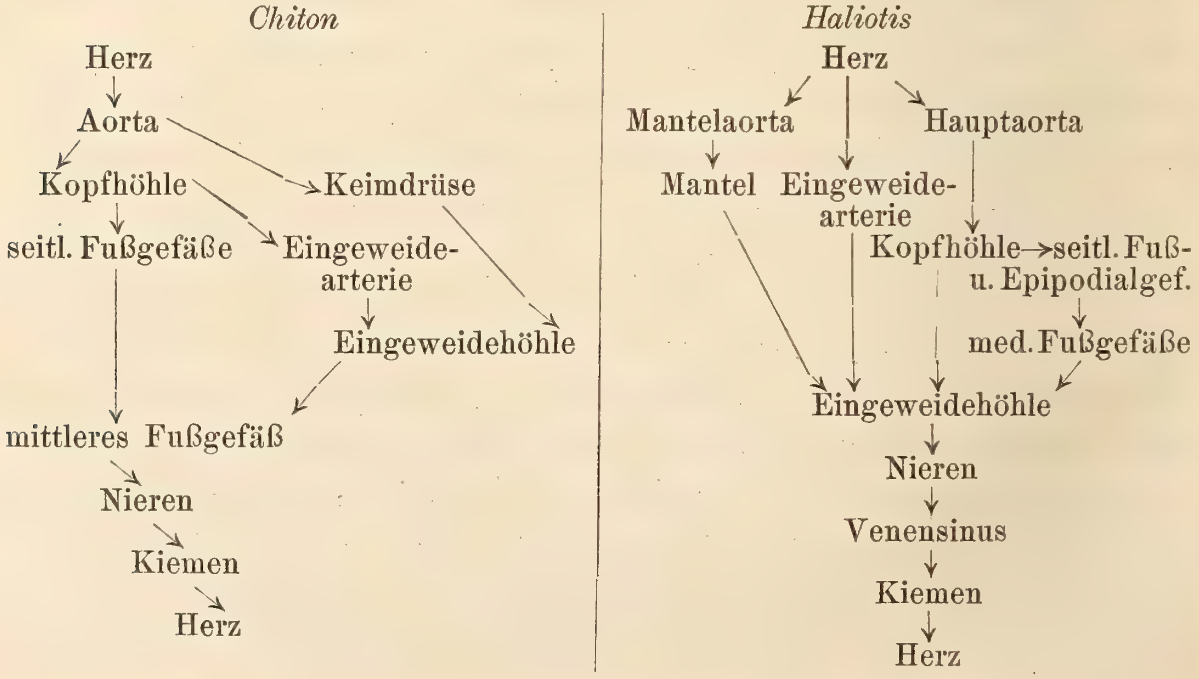
Die Grenze zwischen dem ektodermalen Vorderdarm und dem entodermalen Mitteldarm wird bei *Haliotis* ziemlich sicher durch ein Paar klappenähnlicher Falten zwischen den Buccaldrüsen und dem Kropf dargestellt (vgl. p. 342), so dass der letztere hier kaum als entodermale Bildung anzuzweifeln ist. Ganz hypothetisch hat Plate (39$^{\mathrm{III}}$, p. 575) sich geäußert, dass »die Seitentaschen des Ösophagus der Rhipidoglossen — vielleicht den Pharynxdivertikeln plus Zuckerdrüsen der Chitonen entsprechen«. Da ich die »Pharynxdivertikel« nur als Theil der Zuckerdrüsen ansehen kann und da die letzteren nach ihrer Lage und ihrem Bau ganz vollkommen den drüsigen Seitentheilen des »Kropfes« von *Haliotis* entsprechen, so halte ich in der That deren Homologie für zweifellos. Der einzig wesentliche Unterschied ist der, dass diese Säcke bei Chitonen durch die zur Schale emporziehenden Muskeln, welche bei *Haliotis* fehlen, mehr vom Schlunde abgetrennt sind, und eine vordere Ausmündung erhalten haben, während sie bei *Haliotis* in ganzer Länge sich in denselben öffnen. Von einer Homologie der Zuckerdrüsen mit den Speicheldrüsen von *Haliotis* kann keine Rede sein.

An einer Homologie des Magens mit der sowohl bei Chitonen wie bei *Haliotis* paarigen Leber wird wohl Niemand zweifeln, darum will ich nur erwähnen, dass die beiden Leberhälften durch die Drehung der Gastropoden eine veränderte Lage erhalten haben. Auch der Enddarm ist durch die Drehung verlagert, davon abgesehen ist er aber bei *Haliotis* einfacher als bei Lepidopleuriden, wo er schon zwei Schlingen bildet, während er dort nur eine Schlinge bildet. Es erscheint mir möglich, dass die gemeinsame Ausgangsform nur eine Schlinge besessen hat, da diese sich auch bei *Arca* wiederfindet, freilich ändern sich die Verhältnisse des Dünndarmes vielfach bei nahen Verwandten, so dass man ihnen wenig Gewicht beilegen kann.

Das Blutgefäßsystem von *Haliotis* ist von dem der Chitonen in sehr wesentlichen Punkten verschieden. Schon das Herz zeigt dadurch, dass es vom Dünndarm durchbohrt wird, dass die Vasa efferentia der Kiemen direkt in die Vorhöfe ausmünden, und durch das

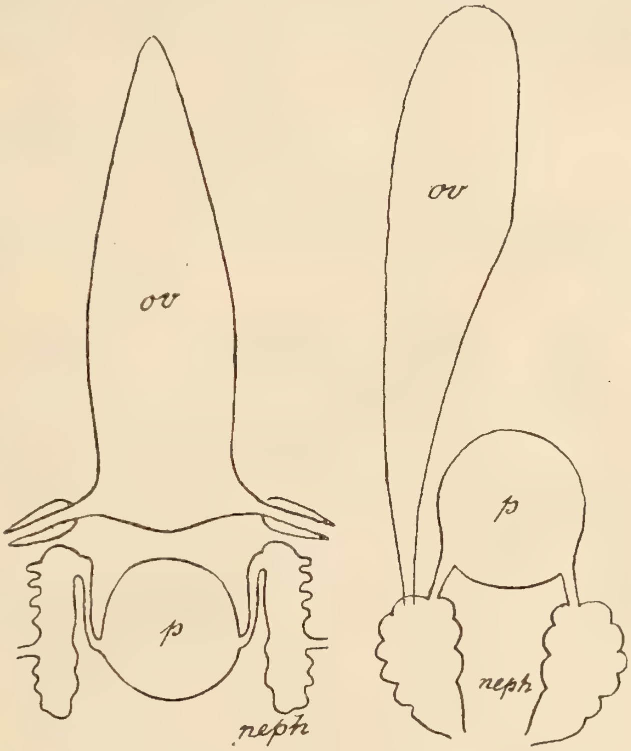
Vorhandensein der ursprünglich nach hinten gerichteten Mantelaorta höchst auffällige Unterschiede von dem der Chitonen, das ohne Beziehung zum Darm an der Dorsalwand des Pericardiums hängt, dessen Vorhöfe mit den Vasa efferentia durch mehrere seitliche Löcher in Verbindung stehen, und dem eine hintere Aorta vollkommen fehlt. Auf eine Erörterung dieser Differenzen will ich erst bei den Lamellibranchien eingehen aus Gründen, die sich dort ergeben werden. Hier sei nur bemerkt, dass ich doch eine Homologie des Pericardiums, des Herzens mit den beiden seitlichen Vorhöfen und der Hauptaorten, sowie des Kopfsinus annehme.

Ferner sind jedenfalls homolog die neuralen Fußarterien, die Kiemenarterie von Chitonen mit dem Epipodialgefäß von *Haliotis*, die medianen Fußgefäße und die Eingeweidehöhlen beider. Dagegen verhalten sich verschieden die Eingeweidearterien, die Mantelgefäße, die Nierengefäße und natürlich sind auch die Kiemengefäße nicht homolog. Manche Differenzen ergeben sich aus der Drehung der Gastropoden, so die frühe Abtrennung der Visceralarterie von der großen Aorta, vielleicht auch die Art der Einmündung der letzteren in den Kopfsinus, im Übrigen ist wahrscheinlich der Hauptgrund der Unterschiede darin zu suchen, dass die Kiemen beider Gruppen nicht homolog sind, damit hängt wohl auch das verschiedene Verhalten der Fußgefäße zusammen, da das mediane bei *Haliotis* das Blut nicht dem Epipodialgefäß zuführt, sondern es aus diesem erhält und es vorn in die Eingeweidehöhle überführt. Im Übrigen ergeben sich die Unterschiede aus folgendem Schema, das die Hauptbahn des Blutes nach Plate's und Wegmann's Untersuchungen darstellt:


Chiton
Herz
Aorta
Kopfhöhle
Keimdrüse
seitl. Fußgefäße
Eingeweide-arterie
Eingeweidehöhle
mittleres Fußgefäß
Nieren
Kiemen
Herz
Haliotis
Herz
Mantelaorta
Hauptaorta
Mantel
Eingeweide-arterie
Kopfhöhle→seitl. Fuß- u. Epipodialgef.
med. Fußgefäße
Eingeweidehöhle
Nieren
Venensinus
Kiemen
Herz

Man muss, um diese Unterschiede erklären zu können, auf sehr primitive Ausgangsformen zurückgehen, was ich später ausführlich erörtern werde.

Auch die Urogenitalorgane der ältesten Gastropoden und Chitonen sind sehr verschieden (Textfig. 14, 15). Wenngleich die letzteren in der Regel nur eine Keimdrüse haben, ist es doch sicher, dass diese aus der Verschmelzung zweier solchen entstanden ist, und dem entsprechend hat sie zwei Ausführungsgänge, die nach ihrem Bau im weiblichen Geschlecht und nach ihrer Ontogenie ektodermaler Herkunft sind. Diese Gänge führen direkt nach außen und es fehlt überhaupt jeder Zusammenhang der Genitalorgane mit dem Pericardium und den Nieren. Dagegen ist bei den Urgastropoden nur eine Keimdrüse mit einer Ausmündung vorhanden; da diese linksseitig war, ist anzunehmen, dass sich die rechte Keimdrüse rückgebildet hat. Demnach entspricht die Keimdrüse der Gastropoden nur der linken Hälfte der von Chitonen. Dieselbe mündet durch einen Gang in die ursprüngliche linke Niere und durch diese nach außen. Das Pericardium steht zwar schon bei einigen sehr alten Gastropoden nur mit der ursprünglich rechten Niere in Verbindung, doch müssen die Ausgangsformen zweifellos Verbindungen desselben mit beiden Nieren gehabt haben, so dass die Verhältnisse so gewesen sind, wie ich es in Fig. 15 schematisch dargestellt habe.



Textfig. 14. Textfig. 15.

Textfig. 14. Urogenitalorgane von Chitonen.
Textfig. 15. Dieselben vom Urgastropod (ungedreht).

Auf eine Ableitung dieses Verhaltens von dem beim Urmollusk und eine Erörterung der Beziehungen zu dem anderer Mollusken werde ich später zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, dass ich die Nieren der Chitonen und der ältesten Rhipidoglossen für homolog halte, da sie das Pericardium mit der Außenwelt verbinden, doch ist ihr Verlauf nicht unwesentlich verschieden: bei Chitonen nach Plate ursprünglich je eine nach vorn gewendete Schlinge, bei Gastropoden jedenfalls ursprünglich sackförmig, mit einer in der Nähe des Afters gelegenen Öffnung, also weiter hinten als bei Chitonen. Bei diesen ist der Hauptkanal mit zahlreichen Divertikeln versehen und ähnlich verhält sich die rechte Gastropodenniere, während die linke nach innen vorragende Zotten enthält, was damit zusammenhängen dürfte, dass sie nach der Drehung zunächst zwischen Kiemenhöhle, Leibeswand und Pericardium so eingeengt war, dass sie für äußere Fortsätze keinen Raum hatte und auch selbst kleiner wurde als die rechte, deren Fortsätze sich zwischen den Eingeweiden ausbreiten.

Die primitivsten Lamellibranchien.

Da gewisse Lamellibranchien in mancher Hinsicht sehr primitive Zustände zeigen, ist es für die Kenntnis der Ausgangsform der Mollusken erforderlich, auch ihnen eine Betrachtung zu widmen.

Da meiner Ansicht nach die Frage, welche Lamellibranchien die primitivsten Verhältnisse zeigen, noch keineswegs genügend geklärt ist, so will ich hier meinen Standpunkt darlegen. Es ist neuerdings ziemlich allgemein die Gruppe der Nuculiden als die in jeder Hinsicht ursprünglichste angesehen worden; ich will nun zwar nicht bestreiten, dass das für manche Organe mehr oder minder berechtigt ist, aber doch bei Weitem nicht für alle. NEUMAYR hat schon geäußert (32), dass die Arciden und Nuculiden von einer gemeinsamen Ausgangsform herzuleiten seien; dieser Ansicht schließe ich mich durchaus an und füge hinzu, dass diese Ausgangsform die der Lamellibranchien überhaupt sein dürfte und dass sie in vielen Punkten der Gattung *Arca* näher steht als den Nuculiden.

Was zunächst die Schale anlangt, so hat man sich diese bei der Urform dorsal als breit und ganz flach vorzustellen, also mit einer vollkommen geradlinigen Schlosslinie, wie sie *Arca* mit den Anisomyariern gemeinsam hat. In Bezug auf die Breite der Dorsalfläche wird *Arca* s. str. von keiner anderen Lamellibranchien-Gattung erreicht; die Breite ist allerdings nach Arten und Individuen sehr verschieden, *Arca noae* erreicht zuweilen eine Breite, die etwa doppelt so groß ist wie die Entfernung des Schlossrandes vom ventralen Schalenrande.

Eine Aufthürmung der beiden Schalenwirbel dürfte bei der Ausgangsform noch nicht vorhanden gewesen sein, aber sich bald nach dem Zerfall der Schale in zwei Hälften ausgebildet haben, da diese Wirbel Raum für die sich zusammenziehende Keimdrüse gewährten und es für sie als Mittelpunkte der Verkalkung und des

Wachsthums der beiden Schalentheile vortheilhaft war, sich über ihre Umgebung zu erheben. Diese Wirbel lagen ganz am Rande der ursprünglichen dorsalen Schale, wurden indessen durch die Ausbildung des breiten Mantels mit den seitlichen, den Körper umschließenden Fortsetzungen der Schale sekundär weit vom Rande entfernt und haben sich in der Folge einander genähert, wodurch die Dorsalfläche sich verschmälerte und die gerade Schlosslinie sich knickte, wie es bei Nuculiden der Fall ist.

Das die beiden Schalenhälften verbindende Schlossband dürfte ursprünglich die ganze Länge der Schlosslinie eingenommen haben und ohne Verdickungsbänder überall von gleicher Stärke und rein äußerlich gewesen sein, wenigstens ohne zwischen die Schlosszähne einzudringen. Man wird es als unverkalkten Theil des Ostracums der Schale, nicht als lokale Verdickung des Periostracums aufzufassen haben.

Bei *Arca* finden sich schon einige Veränderungen dieser Ausgangsform, indem das Ligament nicht mehr die ganze Länge des Schlossrandes einnimmt, doch sind die Formen desselben bei den Arten ziemlich verschieden; ich habe in Fig. 138 das Ligament einer jungen (etwa 2 cm langen) *Arca noae*, in Fig. 139 das einer *Arca lactea* und in Fig. 140 eine *Arca tetragona* dargestellt. Das erste ist schildförmig, mit zwei Verstärkungsbändern, die sich bei weiterem Wachsthum vermehren, das letzte besteht aus drei Bändern, die von den Wirbeln theils schräg nach vorn, theils nach hinten zur Mittellinie verlaufen und jedenfalls nur durch das Periostracum verbunden sind, während das von *Arca lactea* bedeutend schmaler und mit zahlreichen queren Bändern ausgestattet ist.

Solche zahlreichen Verstärkungsbänder mögen den viel stärkeren der Gattung *Perna* entsprechen, während sonst nur eins davon erhalten zu sein pflegt, das etwa in der Mitte des Schlossrandes und, wenn dieser wie bei Nuculiden geknickt ist, in der Spitze des Winkels liegt und sich mehr oder weniger verstärkt, bald durch Verdickung nach innen hin, bald durch Verbreiterung dem Schlossrande entlang.

Unter dem Ligament haben sich, um eine Verschiebung der beiden Schalenhälften gegen einander zu verhindern, zuerst wahrscheinlich alternirende Knötchen ausgebildet, die bald höher und schmaler und so zahnförmig wurden. Die zahlreichen — bei *Arca noae* über 100 — gleichartigen Zähnchen stellen jedenfalls die ursprünglichste Form des Schalenschlosses dar. Sie den Rippen am übrigen Schalenrande für gleichwerthig zu halten, scheint mir nicht richtig zu sein, da der Schlossrand dem ursprünglichen Schalenrande sicherlich ungleichwerthig und ihm gegenüber etwas sekundär Entstandenes ist.

Demnach steht *Arca* sowohl in der Schalenform, wie im Verhalten des Ligamentes und Schlosses der Ausgangsform näher als *Nucula*. In seitlicher Ansicht hat eine *Arca* eine unzweifelhafte Ähnlichkeit mit *Meleagrina*- und *Avicula*-Arten, die freilich bedeutend höher und schmaler geworden sind (Fig. 141*a*, *b*). Für die Aviculiden eine »nuculoide« Ausgangsform anzunehmen, wie es Jackson (24) gethan hat, scheint mir vollkommen ungerechtfertigt zu sein, nicht nur in Anbetracht der Schalenform, sondern auch in der Organisation.

Eins freilich mag bei Nuculiden primitiver sein als bei *Arca*, nämlich die Perlmutterstruktur der Schale. Das Verhalten des Periostracums mag mit der Lebensweise in Zusammenhang stehen, wenigstens liegt es nahe, die glatte Oberfläche der Nuculiden mit deren Graben in Verbindung zu bringen; freilich kann ich für den Borstenbesatz der Arciden keinen plausiblen Erklärungsgrund angeben.

Die eigenthümliche Form einer Arche (= *Arca*) kommt durch die vordere Abrundung und die hintere Zuschärfung zu Stande; der Hinterrand ist vom unteren durch eine Ecke getrennt, von welcher zum Wirbel eine Kante verläuft, diese entspricht der Kiemenrhachis und kann daher als Kiemenkante bezeichnet werden. In Fig. 142 ist die Kiemenrhachis zusammengezogen und liegt daher weiter vorn als im Leben. Von diesen Verhältnissen ist bei Nuculiden wenig zu sehen.

Mit dem Fuße und dessen Drüsen von *Arca* und *Nucula* habe ich mich schon früher beschäftigt und meine Ansicht darüber mitgetheilt (51^{III}, p. 651 ff.); ich brauche daher jetzt nur zu betonen, dass ich das Resultat vollkommen aufrecht halte, »dass von den beiden Gattungen der Taxodonten *Arca* die ursprünglichere Ausbildung der Fußdrüsen aufweist«. Bei ihr steht die ganze Fußsohle in Beziehung zur Byssuserzeugung, während bei *Nucula* nur eine enge Röhre als Rudiment des Byssusorgans übrig geblieben ist, das nun und nimmermehr als erste Entwicklungsstufe desselben angesehen werden kann, wie Pelseneer (34) und Stempell (45) meinen. Wenn der Letztere nach meinen Ausführungen noch nicht überzeugt ist, gebe ich die Hoffnung auf, ihn zu meiner Ansicht zu bekehren.

Bei *Arca*-Arten kann nach Abstoßung des Byssus der Fuß zum Kriechen verwendet werden, während *Nucula*, *Leda* etc., eben so *Solemya* einen typischen Grabfuß haben. Natürlich ist nicht zu bestreiten, dass die Rinne im Ganzen morphologisch als Sohle aufzufassen ist, aber sie ist bei *Nucula* schon ein wenig und bei den übrigen Nuculiden stark nach vorn gerichtet, so dass sie schon darum nicht als Kriechfläche verwendbar ist.

In der Ausbildung der Kiemen ist *Arca* wohl jedenfalls weniger primitiv als die Nuculiden, aber doch nur dadurch unterschieden, dass die Blätter sich bedeutend verlängert und nach außen umgeknickt haben, so dass jede Reihe zu einem Doppelblatt geworden ist, wie es bei fast allen übrigen Lamellibranchien der Fall ist. Somit entspricht *Arca* hierin offenbar der Ausgangsform der letzteren. Hervorheben will ich auch, dass die Ausbildung des Mantelrandes zu der Kiemenform in engster Beziehung zu stehen pflegt, darum bringe ich die starke Verbreiterung desselben, welche für die Lamellibranchien charakteristisch ist, vor Allem mit der Verbreiterung der Kiemen in Verbindung und die Nuculiden besitzen doch gleichfalls den breiten Mantel. Dieser Umstand und der weitere, dass die im Ganzen primitivere *Nucula* in der Kiemenform scheinbar höher steht als die im Ganzen weiter entwickelten anderen Nuculiden (*Leda*, *Malletia* etc.) sind immerhin beachtenswerth und legen den Gedanken nahe, dass die Nuculidenkieme vielleicht durch sekundäre Vorgänge zur primitiven Form der Ctenidien zurückgekehrt ist.

Der Mantel von *Arca* verhält sich so einfach wie möglich, er ist vollkommen offen bis zu den Ecken des Dorsalrandes. Auch die Falten des Randes: eine äußere am Rande des Hypostracums und zwei innere, zwischen denen das Periostracum entspringt, sind ganz einfach; ich verweise auf meine frühere Beschreibung (51^{II}, p. 224 ff.). Zwischen den Schlosszähnen liegt ein Fältchen, dessen Rand mit einem hohen Epithel bekleidet ist. Schon bei *Nucula* und noch mehr bei anderen Nuculiden finden sich Komplikationen, die von STEMPELL (45) näher beschrieben sind; ich will nur erwähnen, dass die Innenfalte von *Malletia chilensis* (45, Taf. XXII, Fig. 3), dessgleichen die von *Solemya togata* (46, Taf. VIII, Fig. 3) bei *Arca* noch kein Äquivalent hat.

Bei *Arca*-Arten ist das Epithel in der Gegend der Kiemenrhachis und am After mehr oder weniger reich von Drüsenzellen durchsetzt. Ob die »Hypobranchialdrüse« von *Nucula* und *Solemya*, die jedenfalls viel stärker entwickelt ist, der von Gastropoden homolog und somit ererbt (PELSENEER) oder eine specielle Erwerbung ist (STEMPELL), ist vielleicht nicht sicher zu entscheiden, doch ist die erstere Annahme kaum auszuschließen (vgl. 51^{III}, p. 658).

Über Sinnesorgane will ich Folgendes bemerken. Die Otokrypten von *Nucula* finden sich zwar bei *Arca* nicht mehr, aber doch gehen hier von den Otocysten Röhrchen ab, zunächst mit deutlichem Lumen, das aber allmählich verschwindet, während sich der Gang zu einem Strange auszieht, der bis zu einer trichterförmigen Einsenkung an der Oberfläche verfolgt werden kann (*Arca tetragona*).

Von *Solemya togata* beschreibt Stempell (46, p. 153) ein paar »adorale Sinnesorgane« mit folgenden Worten: »Schon vor der Mundöffnung erhebt sich an der ventralen Körperwand jederseits neben der Medianlinie ein kleiner Wulst, welcher nach hinten lateralwärts an der Mundöffnung vorbeizieht und schließlich noch eine Strecke weit der Mundlappenachse lateralwärts anliegt.« Danach dürften diesen Sinneshügeln die von mir bei *Nucula* und *Arca* beobachteten homolog sein. Bei ersterer findet sich vorn oberhalb des äußeren Mundlappens jederseits ein Streifen von Sinnesepithel und darunter ein kleiner Ganglienknoten, der mit dem Cerebralganglion durch ein kurzes Konnektiv verbunden ist (Fig. 143). Ähnlich liegt bei *Arca* jederseits ein Sinneshügel unweit der Medianlinie über dem vorderen Mundlappen und wird vom Cerebralganglion innervirt (Fig. 144).

Über die weitere Verbreitung dieser adoralen Sinnesorgane bei Lamellibranchien kann ich nichts angeben; jedenfalls dürften sie schon bei der Ausgangsform zugegen gewesen sein.

Pelseneer hat unlängst bei einigen Lamellibranchien ein paar rudimentäre Augen beschrieben (36). Ich habe diese längst von *Arca*-Arten und *Avicula tarentina* gekannt. Bei ersteren sind sie noch bei großen Thieren mehr oder weniger deutlich erhalten und liegen am Ende des inneren Mundlappens (Fig. 145). Sie stellen pigmentirte rundliche Einstülpungen des Epithels dar (Fig. 146), die seitwärts gerichtet sind. Jugendstadien von *Avicula* haben so dünne Schalen, dass diese Augen deutlich durchscheinen und daher vielleicht für Lichtperception einige Empfindlichkeit besitzen mögen, was bei *Arca*-Arten jedenfalls auszuschließen ist. Bei Nuculiden habe ich sie nicht wahrgenommen.

Die Mundlappen selbst sind kaum als Sinnesorgan zu bezeichnen, denn das Epithel der gerieften Seiten ist drüsig, aber kaum wesentlich sensibel, dagegen ist der den Nuculiden eigenthümliche Mundlappenanhang wohl eher den Sinnesorganen zuzurechnen, Stempell nennt ihn »Mundtentakel« und giebt an, dass sein starker gangliöser Nerv zahlreiche Äste zu dem hohen Epithel der rinnenförmigen Seite abgiebt.

Bei *Arca* und allen übrigen Lamellibranchien fehlt dieser Anhang, dessen Aufgabe wie ich glaube darin liegt, dass er sich der Kieme anlegt, so dass seine Rinne mit der zwischen den beiden Reihen der Kiemenblätter befindlichen zusammen ein vom Wimperepithel bekleidetes Rohr bildet, durch welches die Nahrungstheilchen zwischen die Mundlappen und weiter dem Munde zugeführt werden. Bei *Arca noae* habe ich beobachtet, dass in der Rinne zwischen den beiden Fadenreihen der Kieme, die hier sich nicht wie bei den meisten Lamellibranchien an einander legen, eine Wimperung nach vorn hin stattfindet; da bei Nuculiden diese Rinne wohl zu flach ist, wird der Mundlappenanhang jedenfalls als Hilfsorgan verwendet. Über seine morphologische Bedeutung werde ich mich später auslassen.

SPENGEL'sche Sinnesorgane kommen den Nuculiden sowie *Arca* zu, dagegen dürften die abdominalen Sinnesorgane, die bei *Arca* sehr deutlich sind, den Nuculiden fehlen, denn die von PELSENEER beschriebenen Epithelhügel von *Leda* (34, p. 169, 270; vgl. 45, p. 409) sind mehr drüsig als sensibel und ihre Lage ventral vom Retraktor der Siphonen ist von der der abdominalen Sinnesorgane neben dem After doch zu verschieden, um eine Homologisirung möglich zu machen. Ich bin der Ansicht, dass die abdominalen Sinnesorgane schon der Ausgangsform der Lamellibranchien zukamen, während die von PELSENEER bei *Leda* und einigen Siphoniaten gefundenen Organe specielle Erwerbungen sein dürften.

Dagegen sind die »Fächeraugen« von *Arca* und *Pectunculus* sonst nirgends vorhanden und sicher eine besondere Erwerbung dieser Gattungen, die auch durchaus nicht bei allen Arten vorkommt. Ich habe früher (48, p. 395, Taf. XVI, Fig. 10) erwähnt, dass bei einer *Arca*, die aber jedenfalls nicht eine junge *Arca noae*, sondern *Arca lactea* war, zwei große Pigmentbecher vorn am Mantelrande vorkommen. Diese sind von den »Augen« der anderen *Arca*-Arten ganz verschieden. Ob die letzteren wirkliche Sehorgane sind, scheint mir zwar nicht unmöglich, aber sie können jedenfalls nur schwache Eindrücke von Hell und Dunkel wahrnehmen, schon darum, weil sie zwischen Schale und Periostracum liegen, so dass das Licht nur durch das letztere zu ihnen gelangt.

In Sagittalschnitten von *Arca* erkennt man, dass die Leibeswand über dem Fuße aus vier Faserschichten besteht (Fig. 147); wenngleich diese nach ihrer Richtung denen im Hautmuskelschlauche der Solenogastren nicht entsprechen, so ist vielleicht doch nicht ausgeschlossen, dass an dieser Stelle noch der primitive Hautmuskelschlauch erhalten ist.

Von den Fußretraktoren ist das hintere Paar bei *Arca noae* bekanntlich ganz gewaltig stark (Fig. 142, 149), während es bei *Nucula* nur etwa dieselbe Stärke hat, wie das vordere Paar. Diese Muskeln sind für die Gestaltung des Körpers und die Lage der Eingeweide von großer Bedeutung. Der hintere Schalenschließer von *Arca* ist bedeutend größer als der vordere, während beide bei *Nucula* gleichgroß sind. Die Retraktoren der Kiemenrhachis heften sich seitlich von den Nieren an die Schale (Fig. 148). Unter der Leber und im Fuße findet sich eine Anzahl querer Muskelzüge.

Im Nervensystem verhält sich *Nucula* darin ursprünglicher als *Arca*, dass die Konnektive von den Cerebropleural- zu den Pedalganglien vorn noch gespalten sind, ähnlich wie bei *Dentalium*, was bei *Arca* nicht der Fall ist. Die Cerebralganglien liegen bei letzterer seitlich von den vorderen Fußretraktoren, bei *Nucula* unmittelbar am Ösophagus, daher ist bei *Arca* die Cerebralkommissur länger als bei *Nucula*, aber nicht wie bei dieser gangliös. Die Konnektive zu den Pedalganglien verlaufen ungleich, indem sie bei *Arca* seitlich und hinter den Fußretraktoren und weit von einander getrennt, bei *Nucula* dagegen zwischen diesen Muskeln unmittelbar an einander liegen. PELSENEER (35, p. 61, Taf. XXIV, Fig. 196) behauptet, bei *Leda pella* eine Labialkommissur gefunden zu haben, wovon STEMPELL nichts gesehen hat; PELSENEER's Figur scheint aber doch einen vor der Mundöffnung gelegenen Querschnitt darzustellen und jedenfalls kann ich in einer Querschnittsserie dieser Art nichts von einer solchen Kommissur entdecken, neben der Mundöffnung fangen schon die Pedalkonnektive an. Daher muss ich die Existenz einer Labialkommissur bestreiten.

Der vordere Theil der Visceralkommissur ist bei *Arca* etwa bis über den Pedalganglien und ähnlich bei *Nucula* deutlich gangliös, jedenfalls ein primitives Verhalten (Pleuralganglien).

Die hintere Ganglienmasse besteht bei *Arca noae* ziemlich deutlich aus fünf Theilen: den beiden Hauptanschwellungen, welche die Mantelnerven und den hinteren Schalenschließer innerviren, einem schwächeren mittleren Knoten, der einen Mittelnerv, wahrscheinlich zu den hinteren Fußretraktoren, und ein paar kleinere Nerven in die Gegend der Nieren entsendet, endlich den beiden strangförmigen Kiemenganglien (Fig. 150).

Diese Nerven habe ich früher (47, Taf. IV, Fig. 10) dargestellt.

Die Pedalganglien von *Arca* und *Nucula* sind nicht wesentlich verschieden; ihre Kommissur ist einfach.

Die Verdauungsorgane vereinigen gleichfalls ursprüngliche Züge und sekundäre Erwerbungen. Bei *Nucula* rechne ich zu ersteren die bedeutendere Länge des Vorderdarmes und besonders die beiden seitlichen unbewimperten Rinnen, die ich mit PELSENEER für einen Rest der Seitentaschen des Kropfes halte, wenngleich die Angabe dieses Zoologen, dass das eine Pharyngealhöhle (oder Buccalhöhle) sei, unrichtig ist. Bei *Arca* ist der Vorderdarm kürzer, wenig gebogen (Fig. 142) und hat einen dorsoventral zusammengedrückten Hohlraum, indem sich das Epithel von der Mitte nach den Seiten hin stark verflacht (*Arca tetragona*), auch der äußere Umfang in demselben Sinne zusammengedrückt ist (*Arca noae*).

Die Leber mündet am äußersten Vorderende des Magens durch zwei Gänge, die aber bei *Arca* so kurz und weit sein können, dass mehrere der sekundären Gänge sich fast unmittelbar in den Magen öffnen. Letzterer ist bei den Arten etwas verschieden geformt, bei *Arca noae* mehr lang und niedrig, dicht unter der dorsalen Körperwand gelegen, bei *Arca tetragona* mehr kurz und hoch, ähnlich wie bei *Nucula*. Der Darm bildet bei *Arca* eine einfache Schlinge, indem er in einiger Entfernung vom Hinterende des Magens, das demnach einen Blindsack darstellt, entspringt und schräg nach links herabzieht, sich dann nach vorn wendet, weiterhin nach rechts und hinten, dann nach oben und etwas nach links, so dass er am Ende des Magens in der Mittellinie des Thieres die Leber verlässt und zwischen die hinteren Fußretraktoren tritt (Fig. 151*a*, *b*). Hier verläuft er ganz geradlinig und biegt endlich hinter dem Adductor herab, um mit einer Analpapille auszumünden.

Im größten Theil seines Verlaufes hat das Epithel unregelmäßige Längsfalten, nur im ventralwärts gerichteten Endtheile sind an der Vorderseite (das ist die morphologische Ventralseite) zwei größere, auch von leistenförmigen Erhebungen des Bindegewebes getragene Falten, die bis zur Öffnung reichen.

Demnach ist der Darm von *Arca* viel kürzer und einfacher als bei *Nucula*, und hierin wohl sicher primitiver, zumal da auch andere Nuculiden einen ähnlichen kurzen Darm haben.

Warum STEMPELL das äußere drüsige Epithel der Analpapille von *Leda* als »Analdrüse« bezeichnet (45, p. 389, Taf. XXIV, Fig. 30), ist mir nicht recht verständlich, noch viel weniger, wie er an eine Homologie derselben mit den abdominalen Sinnesorganen denken kann, wie überhaupt das gänzlich ungerechtfertigte Zusammenwerfen drüsiger und sensibler Epithelbildungen neuerdings an der Tagesordnung ist, so gehören die »pallialen Organe« der Nuculiden lediglich zu ersteren und haben nichts mit Sinnesorganen zu thun.

Von größter Wichtigkeit ist das Verhalten der Urogenitalorgane von *Arca*. Die paarige Keimdrüse liegt jederseits hinter dem vorderen Adductor, seitlich von der Leber, von ihr durch die Visceralkommissur getrennt, und reicht mit dem hinteren Theile noch zwischen die Leibeswand und den hinteren Fußretraktor. Der Ausführungsgang ist nach hinten gerichtet, er durchsetzt die Leibeswand und mündet zwischen Fuß und Kieme nach außen (Fig. 152).

Schon seit Poli ist bekannt, dass *Arca noae* zwei symmetrische Pericardien besitzt, deren jedes ein Herz enthält; ihre Form ist langgestreckt, an der Aorta nach der Mitte hin eine Ecke bildend (Fig. 148).

Grobben (17) hat diese Verhältnisse, insbesondere die Pericardialdrüse eingehend beschrieben[1]. Über die Niere hat er nichts angegeben, aber den Pericardialtrichter und ihre äußere Mündung gezeichnet (l. c., Fig. 2).

Die Niere ist jederseits ein neben den hinteren Fußretraktoren gelegener Sack, dessen Wandung je nach der Größe der Arten mehr oder weniger stark eingefaltet ist, bei *Arca noae* sind die Falten sehr entwickelt, bei *Arca tetragona* und *lactea* nur in geringer Zahl vorhanden. Das Vorderende reicht ziemlich weit unter das Pericardium, so dass hier beide Höhlen über einander liegen; das ist darum erwähnenswerth, weil v. Haren-Noman (19) nach Querschnitten von *Arca glacialis* wahrscheinlich fälschlich eine obere »Vorhöhle« beschrieben hat, die vermuthlich nichts Anderes ist als das Pericardium.

Sehr wichtig ist das Verhalten des Pericardialganges, dieser führt nämlich gar nicht in die Niere, sondern in den Ausführungsgang derselben, so dass er mit ihr nur die Ausmündung gemeinsam hat, wie aus Fig. 152, 153 vollkommen zweifellos hervorgeht. Diese liegt am hinteren Ende der Rinne, welche durch die schräge Ausmündung des Keimdrüsenganges bewirkt wird; eine besondere gemeinsame Einstülpung (Urogenitalkloake) ist nicht vorhanden.

Bei *Nucula nucleus* finde ich die Verhältnisse in der Hauptsache ähnlich; Pelseneer's Darstellung (34) ist unrichtig. Die Lage der Nieren ist durch die Verkleinerung der Fußretraktoren verändert, sie haben sich einander und dem Darm genähert und stehen am Hinterende mit einander in offener Verbindung. Jede ist ein Sack mit zahlreichen Ausstülpungen, ähnlich wie bei den kleinen *Arca*-Arten. Zwei besondere Schenkel, einen dorsalen und einen ventralen, kann ich nicht erkennen. Die rechte ist im vorderen Theil durch die Darmwindungen beschränkt. Das Pericardium, das über ihnen gelegen ist, steht auch hier durch zwei unter der Leibeswand liegende kurze Gänge mit den Nierenöffnungen in Verbindung (Fig. 154). Mit diesen münden auch die Keimdrüsengänge zwischen Fuß und Kiemen nach außen, während PELSENEER fälschlich sowohl diese wie die Pericardialgänge in das Innenende der Niere münden lässt, so dass die von ihnen producirten Stoffe durch die ganze Niere hindurchgelangen müssten, was bestimmt unrichtig ist; bei einem männlichen Exemplar, das ich untersucht habe, sind die Keimstoffe zum Theil entleert und liegen außerhalb der äußeren Mündung, aber nicht in der Niere, die doch nach PELSENEER von ihnen erfüllt sein müsste.

---

[1] Wie Stempell dazu kommt, die Paarigkeit des Herzens anzuzweifeln, was doch wohl sein Fragezeichen (45, p. 393) ausdrücken soll, ist nicht zu verstehen.

Auffällig ist hiernach die sehr große Verschiedenheit, welche nach STEMPELL's Darstellung (45, p. 398 ff., Taf. XXV, Fig. 34) die Niere von *Leda* zeigen würde.

Das Pericardium der Nuculiden ist, wie durch mehrere Untersucher richtig dargestellt ist, eine einheitliche Höhle (Fig. 154), die aber sowohl durch die seitlichen Erweiterungen, als auch durch die paarigen Ausführungsgänge Spuren einer ursprünglichen Duplicität zeigt. Jedenfalls halte ich das paarige Pericardium von *Arca*, das nur hier im ganzen Kreise der Mollusken erhalten ist, zweifellos für eine ursprüngliche Bildung, da es ein Theil der Urogenitalorgane ist und diese sicher von vorn herein paarig sind, womit ja auch die ontogenetischen Befunde übereinstimmen. Dass die Pericardien sich nicht mit einander vereinigt haben, ist durch die gewaltigen hinteren Fußretraktoren bewirkt, wie diese ja auch die Nieren von einander getrennt halten.

Mit dieser Paarigkeit des Pericardiums hängt natürlich die der Herzkammer zusammen, die gleichfalls allein von *Arca* unter allen Mollusken bekannt ist. POLI hat schon recht gute Bilder von den Arterien der *Arca noae* gegeben, die von MÉNEGAUX (30) und durch von mir gemachte Injektionen vollkommen bestätigt sind. Aus jeder Herzkammer entspringt ein nach der Mittellinie des Thieres hin gerichteter Aortenstamm, der sich sogleich in einen vorderen und einen hinteren Ast theilt.

Die beiden vorderen liegen dicht unter der Körperwand, sie vereinigen sich etwas rechts von der Mittellinie zu einer vorderen Aorta, welche um den Magen rechts einen Bogen beschreibt und durch ihre Zweige die Leber, dann die Keimdrüse, den Fuß und den vorderen Theil des Mantels versorgt. Die beiden hinteren Aorten ziehen um die Vorderenden der hinteren Fußretraktoren herum und vereinigen sich unter dem Darm zu einer medianen Aorta, die hauptsächlich die hintere Hälfte des Mantels versorgt. Der Darm zieht demnach zwischen der vorderen und der hinteren Aorta hindurch.

Bei Nuculiden ist das Herz merkwürdig variabel, so weit seine Lage zum Darm in Betracht kommt, bei *Nucula nucleus* liegt die Kammer über dem Darm (Fig. 154), bei *Malletia chilensis* unter ihm, bei *Leda* wird sie von ihm durchbohrt.

Ich halte es für ganz verfehlt, einen dieser Fälle vom anderen ableiten zu wollen; wie wäre es wohl möglich, dass das über oder unter dem Darm gelegene Pericardium sich so verlagern kann, dass es entgegengesetzt zu ihm zu liegen kommt, zumal da die Arten doch nahe mit einander verwandt sind.

Dagegen macht es kaum Schwierigkeit, diese Fälle einzeln von dem Verhalten bei *Arca* abzuleiten: nähern sich die beiden Herzkammern einander, so kann das entweder auf dem Wege, den die vordere Aorta angiebt, oder der hinteren Aorta entlang oder auch ihnen beiden gemeinsam folgend geschehen, im ersten Falle kommt die Herzkammer über den Darm, im zweiten unter denselben zu liegen, während sie im dritten ihn umgiebt. Von der dorsalen Kammer geht die hintere Aorta natürlich zunächst über dem Darm ab, kreuzt diesen aber bald und verläuft schließlich unter ihm, von der ventralen Kammer entspringt die vordere Aorta etwas links und verläuft wie gewöhnlich über dem Magen nach vorn. Vom Herzen der *Nucula* kann man eben so wenig das Verhalten von *Arca* wie das durchbohrte Herz von zahlreichen Lamellibranchien ableiten, unter denen *Trigonia* noch ziemlich primitive Zustände zeigt, denen von *Arca scapha* ähnlich.

Wenn Grobben (17) die Paarigkeit des Pericardiums für primitiv hält, die des Herzens aber nicht, so erscheint mir das schon an und für sich ganz unwahrscheinlich; wäre das Herz ein einfaches Rohr, etwa wie bei *Neomenia*, so könnte man wohl annehmen, dass es einheitlich angelegt und von zwei Pericardialhälften umgeben sein könnte, aber nicht bei der Form und der Lage, welche das Herz der Lamellibranchien im Pericardium hat, an dessen Seitenwänden die Vorhöfe liegen, während die Aorten vorn und hinten austreten. Das Herz der Mollusken ist ein muskulöser Abschnitt des arteriellen Gefäßsystems, das ist die einzige Auffassung, die sich mit den Thatsachen verträgt, mit einem Darmsinus hat es gar nichts zu thun, das kann man mit aller Bestimmtheit aussprechen. Zum Arteriensystem muss man die Vasa efferentia der Kiemen und zunächst die vordere Aorta bis zum Kopfe rechnen; die hintere ist erst sekundär mit dem Mantel entstanden und zwar, wie das Verhalten von *Arca* zeigt, zunächst als Abzweigung der vorderen. Bei dieser Auffassung macht das Doppelherz gar keine Schwierigkeit, jedes liegt vor einer Kieme und treibt deren arterielles Blut nach vorn, wo sich schon frühe die beiden Aorten vereinigten, was dann nach hinten fortschreitend bis zu den Herzkammern hin vor sich ging. Da die Vorkammern immer paarig sind, ist es ohnehin schon wahrscheinlich, dass zu jeder ursprünglich auch eine Kammer gehörte.

Stempell's Ansichten (45, p. 393 ff.) sind in keiner Weise mit den Verhältnissen anderer Mollusken in Einklang zu bringen und Grobben's Begründung mit dem Verhalten bei Anneliden zu weit herbeigeholt, um beweisend zu sein; darauf werde ich weiterhin noch zurückkommen.

Hiernach wird man sich die Ausgangsform der Lamellibranchien vorstellen können als ein breites, niedriges, flaches Thier mit gerader Dorsallinie, äußerem Ligament und taxodontem Schloss, dorsal vorn rundlich, hinten zugespitzt, mit einer Kiemenkante; Mantel ganz offen, am Rande mit drei Falten wie bei *Arca*, doch ohne besondere Sinnesorgane.

Die Fußsohle zeigte eine »vordere Fußdrüse«, eine Mucusdrüse dahinter, dann eine visköse (Byssus-) Drüse und hinten noch eine muköse Drüse; sie war noch zum Kriechen verwendbar, doch hauptsächlich zur Anheftung des Thieres an einer festen Unterlage. Die Kiemen mögen ähnlich wie bei *Nucula* gewesen sein und die Mundlappen einen Anhang gehabt haben, wie ihn die Nuculiden besitzen. Von Sinnesorganen waren außer diesem Anhang vorhanden: ein paar »adorale« Sinnesorgane, ein paar Otokrypten, ein paar Augenrudimente, ein paar Osphradien und ein paar abdominale Sinnesorgane. Die Konnektive zu den Pedalganglien waren vorn gespalten. Die Muskulatur dürfte wie bei *Arca* gewesen sein. Der Vorderdarm zeigt eine Andeutung zweier Seitentaschen, der Magen erhält das Lebersekret durch zwei sehr kurze, weite Gänge, der Hinterdarm war in eine ventrale Schlinge gelegt. Die Urogenitalorgane einschließlich der Pericardien waren vollkommen paarig, die Keimdrüsen münden unmittelbar vor den Nierenöffnungen aus und die Pericardialgänge mit diesen zusammen. Die Nieren sind Säcke mit gefalteten Wänden und vorderen Mündungen.

In jedem Pericardium liegt ein Herz, der Vorhof seitlich, die Kammer median; jeder Aortenstamm theilt sich in einen vorderen und einen hinteren Ast, von denen der erstere sich mit dem der Gegenseite über dem Verdauungstrakt, der letztere unter ihm vereinigt, so dass um den Darm ein Aortenring gebildet ist.

Vergleich zwischen Gastropoden und Lamellibranchien.

Ein Vergleich der ältesten Gastropoden und Lamellibranchien führt zu einigen interessanten Fragen, von denen ich eine der wichtigsten: die Entstehung der Spiralschale und die Herumdrehung der einen Körperhälfte gegen die andere bei Gastropoden kürzlich schon erörtert habe (57 und 58). Die folgenden Ausführungen werden dazu in mancher Hinsicht Ergänzungen enthalten.

Die Ausgangsform der Lamellibranchien steht in der Anordnung der meisten Organe, sowie in der allgemeinen Körperform der Urconchifere unter allen Mollusken am nächsten. Die primitive Concha muss man sich als vollkommen flach und rundlich vorstellen, hinten mit zwei lappenförmigen Fortsätzen über den beiden Kiemen, noch wenig verkalkt und etwas biegsam, wahrscheinlich von Perlmutterstruktur. Daraus ist die Schale der Lamellibranchien in folgender Weise entstanden zu denken. Die beiden Schalenlappen entsprechen der hinteren Hälfte der Lamellibranchienschale, der Schalenschlitz der Hinterseite vom Dorsalrande bis zur Kiemenkante. Ein schmaler Mantelrand war als vordere Fortsetzung der Mantellappen schon vorhanden und wurde von der entsprechend überstehenden Schale bedeckt. Dieser vordere Theil hat sich bei den Lamellibranchien sehr stark verbreitert, wie ich vermuthe, gleichzeitig mit einer Verlängerung der Kiemenblätter nach vorn, so dass er den ganzen Fuß einschließt. Gleichzeitig dürften sich einige Quermuskeln, die als schwächere Züge vielleicht schon vorhanden waren und sich an der Schale anhefteten, verstärkt und durch ihren Zug bewirkt haben, dass die noch schwach verkalkte Schale in der Mitte weiterhin unverkalkt blieb, so dass ihre beiden Hälften gegen einander beweglich wurden und im Stande waren, das ganze Thier in sich aufzunehmen. Jedenfalls müssen die Adduktoren vorhanden gewesen sein, ehe noch die Schale in ihre beiden Hälften getheilt war.

Dagegen thürmte sich bei Gastropoden die Schale stark asymmetrisch auf, ähnlich den Wirbeln von *Arca*, und erhielt durch die Asymmetrie den Anstoß zum spiraligen Weiterwachsen (58). Der Mantel- und Schalenschlitz ist bei den zygobranchen Gastropoden häufig deutlich erhalten oder theilweise durch Verschluss der Schale allein (*Haliotis*) oder der Schale und des Mantels (*Fissurella*) in eine Reihe von Löchern oder ein Loch umgewandelt, ähnlich wie bei Lamellibranchien der Mantelrand streckenweise verwächst. Demnach ist der Mantelschlitz von *Pleurotomaria*, *Haliotis* etc. dem hinteren Mantelrande von *Arca* homolog, das Loch von *Fissurella* dem Analsipho der siphoniaten Lamellibranchien analog.

Der Mantelrand von *Haliotis* zeigt dieselben Falten wie bei *Arca*: eine am Rande des Hypostracums und zwei am eigentlichen Rande, zwischen denen das Periostracum gebildet wird, während die Außenseite der Mittelfalte das Ostracum erzeugt (vgl. 51^{II} Taf. XI, Fig. 7 und 21, 21 *a*). Die Hypostracumfalte ist eigentlich die innere Grenze des Mantelrandes; dann entspricht der Haupttheil des Mantels der Lamellibranchien seitlich von den Wirbeln nicht dem Mantelrande von *Haliotis*, sondern dem Scheibentheil desselben, der hier sehr schmal ist.

Ich habe früher (48) die Ansicht geäußert, dass der Mantel der Lamellibranchien der Summe des Mantels und des Epipodiums von *Haliotis* entspräche; das ist nicht aufrecht zu halten, der Mantel der ersteren entspricht allein dem Gastropodenmantel und das Epipodium ist dort rückgebildet, wie es scheint ohne Rest.

Die beiden Kiemen der Lamellibranchien und Gastropoden sind ohne Zweifel homolog. Bei *Haliotis* liegen sie so in der Mantelhöhle, dass die Vasa afferentia einander gegenüber, die Vasa efferentia seitlich von ihnen verlaufen, über diesen liegen die sensiblen Epithelstreifen (Osphradien) mit ihren Nerven und mit dieser Seite sind die Kiemen am Mantel angewachsen. Merkwürdigerweise ist das Verhalten der beiden Gefäße in den Kiemen der Nuculiden noch nicht geklärt, denn PELSENEER (34) und STEMPELL (45) erklären das Dorsalgefäß, mit welchem die Kieme angewachsen ist, für das Vas afferens, dagegen sagt DREW (10, p. 360): »The suspensory membrane contains between its walls a large blood-space that communicates near its anterior end with the auricles of the heart« und bei *Arca* ist gleichfalls das dorsale Gefäß das Vas efferens (4), das auch mit dem Kiemennerv und dem Osphradium zusammenhängt.

Da das Verhalten der Kiemen bei *Haliotis* den letzteren Angaben entspricht, so dürften PELSENEER und STEMPELL mit ihrer Ansicht im Irrthum sein; ich habe leider nach meinen Präparaten von Nuculiden diesen Punkt nicht klarstellen können. Wenn das Dorsalgefäß das Vas afferens wäre, würde die Lage der Kiemen von *Solemya* ähnlich wie bei *Haliotis* sein, doch ist bei *Solemya* die Kieme mit der ursprünglich unteren Seite seitwärts gewendet, bei *Haliotis* dagegen medianwärts gegen den Enddarm hin.

Nach den Kiemenquerschnitten, welche Drew (10) abbildet, ist die Form der Kieme von *Nucula* mit der etwas rinnenförmigen Ventralseite der von *Haliotis* ähnlicher, als die von *Yoldia*, bei welcher die Kanten der Blättchen dorsalwärts gewendet sind.

Die Kiemenstäbchen unter dem Epithel der Blättchen finden sich bei Nuculiden und *Arca* an der Ventralseite, bei *Haliotis* dagegen an der äußeren, dem Vas efferens entsprechenden Seite. Das ist zweifellos ein Unterschied, doch wird man ihm kein großes Gewicht beilegen dürfen; er ist jedenfalls dadurch bedingt, dass bei der verschiedenen Lage der Kiemen das Bedürfnis nach einer Festigung der Blättchen sich an den exponirtesten Stellen bemerkbar machte. Jedenfalls aber sind diese Stäbchen in beiden Molluskengruppen nicht einander homolog.

Der hintere Theil des Körpers von *Arca* dürfte in der Hauptsache die ursprüngliche Lage der Organe: der Kiemenrhachis, des hinteren Theiles der Visceralkommissur, des Afters und vermuthlich auch der abdominalen Sinnesorgane beibehalten haben, ist indessen durch den Schalenmuskel bedeutend vergrößert. Nur die Nierenöffnungen sind, wie ich noch weiterhin aus einander setzen werde, verlagert.

Man kann sich jedenfalls nach diesem Verhalten ein Bild von der ursprünglichen Kiemenhöhle machen, während die der Gastropoden durch ihre Verlagerung nach vorn und ihre Einsenkung in den Körper sehr verändert worden ist. Ursprünglich hat sie mit einer Einsenkung gar nichts zu thun, sondern ist lediglich durch Fortsatzbildungen: die zwei Kiemen und die zwei Mantellappen gebildet.

Im Gegensatz dazu ist der Kopftheil der Lamellibranchien gegenüber dem der Gastropoden sehr verändert, beeinflusst durch die Schale, welche den Körper auch vorn einschließt, und durch die Festheftung mittels des Byssus, welche den Anlass zu der sehr eigenthümlichen Art der Nahrungsaufnahme durch die Flimmerung der Kiemen und Mundlappen gegeben hat, ähnlich wie bei den Ascidien. Wenn Stempell (45) nicht einsehen kann, dass die Ausbildung einer solchen Nahrungszuführung nur für ursprünglich festsitzende Thiere verständlich ist, kann ich mit ihm nicht streiten; die Bewegung von Lamellibranchien hat zumeist nur den Zweck, sich einen anderen Platz für erneute Festsetzung oder längeren Aufenthalt zu suchen.

In welcher Weise hat sich der ursprünglich vorhandene Kopf um- und rückgebildet? Für die Beantwortung dieser Frage sind die Theile desselben einzeln zu berücksichtigen; es sind, wenn ich vom vorderen Theile der Epipodialfalten absehe, die folgenden: der Schnauzentheil, etwa bis zur Kopffalte, diese letztere, die Augen, die Tentakel, der Pharynx mit dem Radulaapparat, den Drüsen und dem Kiefer, endlich die Cerebral- und Buccalganglien.

Wenn man nun berücksichtigt, dass die Augen, die bei *Haliotis* an den Enden der Kopffalte liegen, sich bei *Arca* an den Enden der Mundlappen befinden, so wird es sehr wahrscheinlich, dass die Kopffalte und die vorderen Mundlappen homologe Gebilde sind; die Riefen, welche die letzteren an den dem Munde zugekehrten Seiten zeigen, mögen vielleicht schon durch parallele Furchen, welche an der Kopffalte von *Haliotis* wahrzunehmen sind, angedeutet sein. Das hintere Paar der Mundlappen ist jedenfalls eine Neubildung.

In der Augengegend von *Haliotis* liegen ferner die großen Kopftentakel; da nun bei *Nucula*, wo freilich die Augen ganz verschwunden zu sein scheinen, in ähnlicher Lage, wie sie die Augen von *Arca* zeigen, am Ende der Mundlappen die »Mundtentakel« sich befinden, ist es wohl möglich, dass sie den Tentakeln von *Haliotis* homolog sind, womit ihre Innervirung von den Cerebralganglien aus vollkommen in Einklang steht.

Hält man die Homologie der Kopffalte mit dem vorderen Mundlappenpaar fest, so ist die darüber hinausragende Schnauze von *Haliotis* vollständig rückgebildet und ganz verschwunden ist der Pharynx mit der Radula, den Knorpeln und Muskeln, mit den Drüsen und dem Kiefer, sowie dem ganzen ektodermalen Antheil des Schlundes, verschwunden ist auch das Buccalnervensystem.

Das am Schlunde gelegene Ganglienpaar der Lamellibranchien ist als die Cerebropleuralganglien anzusehen, daher entspricht nur ein Theil von ihm den Cerebralganglien oder vielmehr dem Schlundringe von *Haliotis*, aber auch nur in so weit dieser nicht mit den Theilen des Kopfes (Lippen, Augen etc.) rückgebildet ist.

Mit der Rückbildung dieser Theile ist eine Umformung in so fern eingetreten, als sich der vor dem Fuße gelegene Abschnitt sehr verkürzt hat und die Mundlappen sich an den Seiten des Körpers über dem Fuße stark verlängerten bis zur Berührung mit dem Vorderende der Kiemen, wobei auch die Augenreste und die Tentakel nach hinten verschoben wurden. Diese beiden Organe bilden sich bei den meisten Lamellibranchien völlig zurück, wie ja *Arca* schon die Tentakel und *Nucula* die Augen verloren hat.

Der primitive Kriechfuß ist mit seiner Sohle der Mittellinie der Schale parallel und so auch bei *Arca*, wo nur der Vorderrand sich etwas ausgezogen hat, während die Sohle sich sowohl bei Nuculiden als auch bei Aviculiden mehr oder weniger nach vorn wendet. Seine Retraktoren dürften ursprünglich wenig stark und in Mehrzahl vorhanden gewesen sein, und es erscheint mir wohl möglich, dass die großen hinteren »Byssusmuskeln« von *Arca* aus einer Reihe solcher Einzelmuskeln entstanden sind (Fig. 149).

Die Seitenwand des Körpers wie auch die Dorsalwand des Kopfes sind aus vier Schichten von verschieden gerichteten Muskelfasern zusammengesetzt und aus dem ursprünglichen Hautmuskelschlauch hervorgegangen; diese Schichten sind an der zuerst bezeichneten Stelle bei *Arca*, an der anderen bei *Haliotis* erhalten, während bei letzterer die seitliche Körperwand mit ihren verschieden gerichteten Faserzügen aus den Fußretraktoren und dem Hautmuskelschlauch zusammen entstanden ist; die Herumdrehung und die Spiralform der Schale haben diese Muskulatur stark beeinflusst und ihre bedeutende Asymmetrie veranlasst.

In der Fußsohle von *Haliotis* sind drei Drüsen zu unterscheiden: die vordere Fußdrüse, die muköse Drüse am Vorderrande und die visköse, epitheliale Sohlendrüse; dieselben finden sich bei *Arca* meist nur stärker entwickelt und es scheint noch eine hintere Mucusdrüse, die ich bei *Haliotis* nicht gesehen habe, dazu gekommen zu sein (51^{III}, p. 653). Die »Byssusdrüse« von *Nucula* ist von den Drüsen der Gastropoden unmittelbar gar nicht abzuleiten, sie ist zweifellos ein ganz rückgebildetes Organ, wie es sich ähnlich bei manchen anderen Lamellibranchien, z. B. *Trigonia*, wiederfindet. Sie ist nicht der ganzen Byssushöhle von *Arca*, sondern wahrscheinlich nur einem kleinen Theile desselben homolog zu setzen. Die vordere Fußdrüse von *Haliotis* besteht aus einer nach hinten blindsackförmig ausgebauchten Rinne mit den umgebenden großen Drüsenzellen; diese Rinne ist dem vorderen Theil der Fußrinne von *Arca* homolog zu setzen, so weit die vordere Fußdrüse reicht.

Das Hinterende der Rinne und die Byssushöhle sind der Fußsohle von *Haliotis* homolog zu setzen. Ob sie bei *Arca*-Arten als Kriechsohle verwendet werden können, vermag ich leider nicht anzugeben; unzweifelhaft kann *Arca noae* kriechen, wenn sie den Byssus abgeworfen hat.

So entsprechen die Fußdrüsen von *Haliotis* recht gut der Ausgangsform der Byssusdrüsen von Lamellibranchien. Wahrscheinlich sind die Hypobranchialdrüsen in der Nähe der Kiemen bei Nuculiden und *Haliotis* aus einer gemeinsamen Anlage hervorgegangen, demnach homolog.

Über die Sinnesorgane des Kopfes und die Osphradien habe ich mich schon ausgelassen; die Otocysten von *Haliotis* verhalten sich in so weit primitiv, als sie von den Pleuropedalganglien her innervirt werden, während andererseits *Nucula* durch den offenen Zusammenhang derselben mit der Oberfläche des Körpers einen ursprünglichen Zustand bewahrt hat.

Homologa der abdominalen und adoralen Sinnesorgane von *Arca* kenne ich bei *Haliotis* nicht; da die letzteren vor und über den Mundlappen liegen, können sie den Sinneshügeln nicht entsprechen, die ich an der Unterseite der Kopffalte einer jungen *Haliotis tuberculata* beobachtet habe. Andererseits scheinen die Lamellibranchien kein Homologon der subpallialen Sinnesstreifen von *Haliotis* und Patelliden zu besitzen und sicher fehlen ihnen die Tentakel und Seitenorgane des Epipodiums.

Das Nervensystem von *Haliotis* und den Lamellibranchien ist auffällig verschieden; früher bin ich durch einen direkten Vergleich der letzteren mit Chitonen irregeführt worden (48). Es verhalten sich vielmehr die Lamellibranchien im Nervensystem ähnlich den höheren Gastropoden und vor Allem erscheint mir das Nervensystem von *Dentalium* ein wichtiges Übergangsstadium darzustellen.

Die vorderen Ganglien der Lamellibranchien sind die cerebropleuralen. Ihr erster Bestandtheil, die Cerebralknoten, liegt zunächst der Mitte; er entspricht dem Schlundringe von *Haliotis*, der durch die Rückbildung des Rüssels und der Sinnesorgane des Kopfes sehr reducirt ist, von ihm werden wahrscheinlich nur die Mundlappen mit den adoralen Sinnesorganen und bei *Nucula* die »Mundtentakel« vielleicht innervirt. Der andere Bestandtheil, die Pleuralganglien, stellt das gangliöse Vorderende der Visceralkommissur dar; von ihnen wird hauptsächlich der vordere Theil des Mantels, vermuthlich auch der vordere Adductor und die Otocysten innervirt.

Die Pedalganglien entsprechen den Pedalsträngen von *Haliotis*, doch unter Abzug des Pleuraltheiles und aller Bestandtheile, welche mit der Innervirung außerhalb des Fußes gelegener Körperabschnitte, besonders der dorsalen Leibeswand und des Epipodiums, in Zusammenhang stehen.

Die hinteren Ganglien der Visceralkommissur von *Arca* entsprechen den gangliösen Bestandtheilen der Visceralkommissur von *Haliotis*, die noch nicht zu abgesetzten Knoten zusammengezogen sind, mit Ausschluss des Vorderendes, dessen Ganglien bei Lamellibranchien mit den Cerebralganglien vereinigt sind, wie bereits erwähnt ist. Die beiden Hauptknoten von *Arca*, welche den hinteren Theil des Mantels innerviren und von denen die gangliösen Kiemennerven abgehen, sind den Stellen bei *Haliotis* homolog, an denen sich bei höheren Gastropoden die »Parietalganglien«, das supra- und subintestinale Ganglion bilden, da auch von hier die Nerven zu den Mantellappen und die Verbindungen mit den gangliösen Bestandtheilen der Kiemen abgehen; die mittlere Anschwellung von *Arca* entspricht dagegen dem »Visceralganglion« von Gastropoden. Babor (2) hat jederseits in der Mitte der Visceralkommissur von *Dreissensia* eine gangliöse Anschwellung gefunden und sie den Parietalganglien der Gastropoden verglichen, meiner Ansicht nach mit Unrecht, dieselben sind nur accessorische Gebilde, wie sie sich bei Gastropoden, z. B. bei *Actaeon*, gleichfalls nicht selten finden; *Dreissensia* ist eine so modificirte Form, dass man sie nicht unmittelbar mit Thieren einer anderen Klasse vergleichen darf.

Im Ganzen entspricht das Nervensystem von *Haliotis* völlig der Ausgangsform aller Conchiferen, nur war bei dieser die Visceralkommissur nicht gedreht und es waren ein paar Subradularganglien vorhanden, wie bei Chitonen und *Dentalium*. Wegen der Drehung ist es schwierig, sich die ursprüngliche Lage der Visceralkommissur genau vorzustellen, jedenfalls hat sie über den Pedalsträngen gelegen. Bei *Arca* verläuft sie vorn zwischen Leber und Keimdrüse, dann zwischen Fußretraktoren und Leibeswand, umgiebt also die Leber und die Fußretraktoren; da hier die Epipodialnerven ganz fehlen, so ist ihre Beziehung zur Visceralkommissur unklar.

Die Buccalganglien und die Lippenkommissur von *Haliotis* fehlen den Lamellibranchien.

Der Darmtractus der ältesten Gastropoden und Lamellibranchien unterscheidet sich hauptsächlich dadurch, dass den letzteren, wie ich schon erwähnt habe (p. 391), der ektodermale Bestandtheil des Vorderdarmes mit den dazu gehörenden Muskeln und Nerven, d. h. der Schlundkopf mit der Zunge und Radula, dem »Kiefer« und den Buccal- und Speicheldrüsen ganz verloren gegangen ist. Es sei hier erwähnt, dass physiologisch diese Drüsen wahrscheinlich bei Lamellibranchien durch die Schleimdrüsen der Mundlappen und häufig auch der Kiemen und der Innenfläche des Mantels ersetzt werden, indem deren Sekret die zum Munde gewimperten Nahrungstheile umhüllt.

Der ektodermale Darm der Lamellibranchien beginnt jedenfalls unmittelbar an der Mundöffnung und der Anfangstheil entspricht dem Kropf von *Haliotis*, die beiden unbewimperten Rinnen den Seitentaschen desselben. Der Vorderdarm ist im Ganzen im Vergleich zu den ältesten Gastropoden bedeutend vereinfacht und verkürzt.

Der Magen und die Leber zeigen zwar Formunterschiede in beiden Gruppen, sind aber im Ganzen homolog. Wie bei *Arca* die Hauptlebergänge sehr kurz und weit sind, ist es ähnlich bei *Haliotis*, die linke Leberhälfte mündet sogar durch zwei getrennte Gänge in den Magen. Wahrscheinlich ist hier der Magen mit der Leber herumgedreht, so dass die rechte Hälfte, die in der Nähe des Blindsackes mündet, der linken Hälfte von *Arca* entspricht und die linke Hälfte der rechten von *Arca*. Dementsprechend dürfte die über dem Vorderdarm liegende Hinterdarmschlinge ursprünglich ventral gelegen haben, wie es bei *Arca* der Fall ist. Ob der hintere Blindsack des Magens von *Arca noae* dem spiraligen Blindsack von *Haliotis* entspricht, ist wohl nicht sicher zu entscheiden.

Der letzte Theil des Darmes, so weit er aus der Leber heraustritt, ist bei den Gastropoden nach vorn herumgedreht. Die zwei ventralen Falten, welche bei *Arca* nur in seinem Endtheil deutlich sind, durchziehen bei *Haliotis* den größten Theil des Darmes.

Die Urogenitalorgane von *Arca* entsprechen durch ihre vollkommene Paarigkeit und ihre Lage in den Seitentheilen des Körpers mehr als bei irgend einem anderen Mollusk der gemeinsamen Ausgangsform. Sekundäre Veränderungen sind 1) die direkte Ausmündung der Keimdrüsengänge in die Mantelhöhle, 2) die Verlagerung der äußeren Nierenöffnung vom Hinterende der Nieren in der Nähe des Afters nach vorn in die Nähe der Keimdrüsenmündung. Die Pericardialgänge können allein durch diese Verlagerung zu den Nierenöffnungen in Beziehung getreten sein, ursprünglich mögen sie am Vorderende, die Ausführungsgänge am Hinterende der Nieren gelegen haben.

Die Ausgangsform der Gastropoden entspricht danach durch die Ausmündung der Nieren dem ursprünglichen Verhalten, ist aber in folgenden Punkten verändert:

1) Das Pericardium ist, wie auch bei den höheren Lamellibranchien, unpaarig geworden; seine beiden Ausführungsgänge sind

noch erhalten, doch geht der ursprünglich linksseitige den höheren Gastropoden verloren.

2) Die beiden Nieren sind verschieden ausgebildet, offenbar in Folge ihrer Lage, indem nur die nach der Drehung rechtsseitige im Stande ist, Läppchen zwischen die Eingeweide auszusenden, während die linke eine Vergrößerung ihrer Oberfläche aus Mangel an Raum nur durch zottenförmige Einstülpungen zu erreichen vermag. Während diese Asymmetrie einerseits bei Fissurelliden zu der riesigen Erweiterung der rechten und zur Verkümmerung der linken Niere führt, wird andererseits bei den übrigen Gastropoden durch eine Verschiebung des Enddarmes nach rechts die rechte ungünstig beeinflusst und bildet sich allmählich zurück, während die linke sich vergrößert und schließlich allein übrig bleibt.

3) Die ursprünglich rechte Keimdrüse hat sich völlig rückgebildet, während die einzig erhaltene in die ursprünglich linke Niere ausmündet, worin sich ein primitiveres Verhalten als bei Lamellibranchien erhalten hat. Diese Asymmetrie ist nach meiner Ansicht die Veranlassung zur Ausbildung der Spiralschale geworden (57, 58). Die Ausgangsform hat wohl zweifellos Kopulationsorgane nicht besessen, so dass solche für die Entstehung der Asymmetrie nicht verantwortlich gemacht werden können.

Wie das vom Darm durchbohrte Herz der meisten Lamellibranchien sich von dem Doppelherz der *Arca* ableiten lässt, kann von diesem auch das durchbohrte Herz der Zygobranchien hergeleitet werden, denn auch hier sind eine ursprünglich vordere und eine hintere Aorta vorhanden, die ja nach meiner Ansicht einen Ring um den Darm gebildet haben. Die letztere von beiden versorgt hier ganz ähnlich wie bei Lamellibranchien die beiden Mantellappen. Die Hauptaorta theilt sich sogleich in zwei Äste, die Kopf- und Visceralarterie; das ist offenbar eine Folge der Verlagerung der Leber und Keimdrüse nach der Drehung, und mit dieser dürfte auch der Umstand zusammenhängen, dass die Kopfarterie den Vorderdarm kreuzt, während sie ursprünglich vermuthlich ganz dorsal von ihm gelegen war.

Das Verhalten der medianen Fußgefäße von *Haliotis* scheint mir auch sekundär verändert zu sein, indem sie ursprünglich nicht so von der Darmhöhle abgeschlossen waren. Der venöse Theil der Gefäße ist bei *Haliotis* und *Arca* in der Hauptsache sehr ähnlich.

Hiernach zeigt die gemeinsame Ausgangsform der Gastropoden und Lamellibranchien eine eigenthümliche Mischung von Merkmalen beider Gruppen; ich will versuchen, in Folgendem diese Thierform, das »Pro- oder Prärhipidoglossum« mehrerer Zoologen, die ich aber lieber als Urconchifere bezeichne, zu charakterisiren.

Der Körper war niedrig und breit, mit einem Kriech- und Saugfuß wie bei *Haliotis* und mit einer dünnen, völlig flachen, länglichen Perlmutterschale mit einem hinteren Einschnitt, ähnlich einer niedergedrückten *Emarginula*-Schale, die den Kopf- und die Seitenränder des Körpers freiließ, so dass hauptsächlich die Eingeweide geschützt waren.

Der Mantel war vorn und seitlich sehr schmal, nur hinten in zwei Lappen ausgezogen, welche die beiden gefiederten Kiemen bedeckten. Die Fußdrüsen verhielten sich wie bei *Haliotis*, nur war die »vordere Fußdrüse« stärker entwickelt. Von Sinnesorganen waren vorhanden: ein paar becherförmige Augen wie bei *Haliotis* und eine Kopffalte zwischen ihnen, zahlreiche Taster an den Seitenrändern, deren vorderster neben den Augen am Kopfe stand, und zahlreiche, auf den Seitentheilen des Körpers zerstreute Sinneshügel, ferner ein paar Sinnesstreifen über dem Vas efferens der Kiemen (Osphradien), vermuthlich auch ein paar Sinneshügel neben dem After (abdominale Sinnesorgane), vielleicht auch vorn unter dem Mantel ein sensibler Streifen (subpalliales Sinnesorgan), sodann ein paar Otokrypten, endlich unter der Radula ein subradulares Sinnesorgan, das freilich allen Gastropoden verloren gegangen ist. Neben den Kiemen an der Unterseite der Mantellappen lag eine epitheliale Drüse, die Hypobranchialdrüse. Der Hautmuskelschlauch bildete sich unter der Schale zurück, auch im Fuße, erhielt sich aber an den Seiten des Körpers über dem Fuße und in der Dorsalwand des Kopfes. Das Nervensystem war ganz ähnlich wie bei *Haliotis*, nur war die Visceralkommissur ungedreht; es bestand also aus folgenden Theilen: ein Schlundring, von dessen verdickten Seitentheilen jederseits zwei Konnektive zu den Pedalsträngen gehen; von dem Vorderende der letzteren entspringt die Visceralkommissur und die Mantelnerven, sowie die Nerven der Otokrypten. Die jederseits unter einander zusammenhängenden Ganglien des Epipodiums sind durch zahlreiche Konnektive mit den Verdickungen des Schlundringes, den Cerebropedalkonnektiven und den Pedalsträngen verbunden. Die Kiemenganglien hängen mit der Visceralkommissur zusammen. Das Buccalnervensystem besteht aus zwei Ganglien oder Ganglienpaaren, deren kurze hintere Kommissur zwischen Schlund und Radulascheide liegt, doch dürfte auch eine vordere Schlundkommissur, wie bei Chitonen, vorgelegen haben.

Die Mundöffnung liegt am Ende eines kurzen Rüssels. Auf einen kurzen Lippentheil folgt eine weite Mundhöhle, in welcher ventral eine von der Radula bedeckte muskulöse und durch paarige Knorpel gestützte Zunge und darunter noch das subradulare Sinnesorgan liegt, gegenüber ein »Kiefer« und ein paar drüsige Säcke.

Die Radulaplatten dürften noch ziemlich gleichförmig gewesen sein, also nicht »rhipidogloss«. Der entodermale Vorderdarm ist mit einem Paar drüsiger Säcke (Kropf) ausgestattet, der Magen mit einer paarigen Leber, deren Endgänge sehr kurz und weit sind, und mit einem hinteren Blindsack; der Enddarm bildet eine ventrale, nach vorn gerichtete Schlinge und enthält im Inneren (vielleicht nur im hinteren Ende) zwei ventrale Längswülste. Der After liegt unter dem Mantel, hinter dem Fuß, zwischen den Kiemen. Ein ektodermaler Abschnitt des Enddarmes dürfte nicht existirt haben.

Die Urogenitalorgane lagen in den Seitentheilen des Körpers, d. h. lateral, nicht dorsal vom Darmtractus, die lappigen Keimdrüsen neben der Leber, ihre Ausführungsgänge führten in die Nieren; Begattungsorgane fehlten. Jedes Pericardium stand gleichfalls durch einen Gang mit dem Vorderende der betreffenden Niere in Verbindung und war zum Theil von exkretorischem Epithel bekleidet, besonders auf dem Vorhof des Herzens. Die Nieren waren sackförmig, mit gefalteter Wandung und mit einer hinteren Mündung in der Nähe des Afters, zwischen den Kiemen. Jedes der beiden Pericardien enthielt ein aus der seitlichen Vorkammer und der medianwärts gerichteten Kammer bestehendes Herz, von dem eine vordere Aorta über und eine hintere unter den Darm ging, wo sich die beiden entsprechenden vereinigten. Die vordere Aorta versorgte den ganzen Körper mit Ausnahme der hinteren Mantellappen.

Das Blut sammelt sich dann in einem Venensinus und geht durch die Nieren zu den Kiemen, deren zuführendes Gefäß ventral vom abführenden verläuft.

Von dieser Urconchifere müssen, wie der Name sagt, alle Conchiferen, also auch die Scaphopoden und Cephalopoden, hergeleitet werden. Auf eine Durchführung dieser Herleitung in allen Einzelheiten will ich hier nicht eingehen, zumal da eine solche im Ganzen wenig Schwierigkeiten bereitet, und mich mit folgenden Bemerkungen begnügen.

Die Scaphopoden stimmen in ihrer grabenden Lebensweise mit den Nuculiden, *Solemya* und manchen anderen Lamellibranchien, z. B. *Solen*, überein und ihr Körper ist eben so wie bei diesen zu orientiren: die Schale ist von vorn nach hinten verlängert, ventral zu einem Rohr verwachsen, so dass das hintere Loch dem hinteren Schalenrande von *Arca* homolog ist, und der Fuß ist mit der Sohle nach vorn gewendet. Bei *Cadulus propinquus* G. O. Sars, den mir Herr Dr. Hennings gütigst überlassen hat, finde ich den Fuß vom *Dentalium*-Fuße sehr verschieden, er ist röhrenförmig, in ganzer Länge von einem Hohlraum durchzogen (Fig. 137), in welchem hinten eine am Rande mit Papillen besetzte, ringförmige Falte und ganz im Grunde ein Haufen drüsiger Zellen liegt. Man kann diesen röhrenartigen Hohlraum kaum anders deuten, als ein Homologon der Byssushöhle, die Falte vielleicht als Homologon des Byssuswulstes von Lamellibranchien (*Arca*); der Fuß der Scaphopoden scheint danach recht verschieden ausgebildet und der hier beschriebene wohl am meisten primitiv zu sein, was zu meiner Vermuthung (57) passt, dass *Cadulus* auch in der Schalenform am primitivsten sein dürfte. Bei der ungemeinen Kleinheit der untersuchten Art sind die Organe meist schwer zu untersuchen, zumal da die Konservirung nicht ganz genügend ist, daher gehe ich auf eine nähere Beschreibung nicht weiter ein.

Der Schlundring mit der Labialkommissur, die Buccal- und Subradularganglien von *Dentalium* sind ganz ähnlich wie bei Chitonen, wie ich (48) nachgewiesen habe; Pelseneer (35) hat das von Neuem beschrieben, ohne meine Arbeit zu erwähnen, hat diese also wohl nicht gekannt. Im Übrigen ist das Nervensystem dem von *Nucula* sehr ähnlich und spricht nachdrücklich für eine Orientirung des Thieres in meinem Sinne.

Ich habe früher (48) die Annahme ausgesprochen, dass der Cirrenapparat von *Dentalium* den beiden Kopffühlern von *Haliotis* homolog sei; nach dem Verhalten bei *Cadulus* halte ich die Ansicht Pelseneer's (35), dass jener ein Homologon der Kopffalte ist, für wahrscheinlicher. Dann ist er dem vorderen Mundlappen der Lamellibranchien homolog und, wie bei diesen, mit Ausnahme der Nuculiden, sind die Kopffühler, wie auch das ganze Epipodium und die Kopfaugen völlig rückgebildet. Eben so sind die Kiemen verschwunden, und in Folge dessen das Herz rudimentär geworden. Die nach hinten verlagerte Keimdrüse scheint unpaarig zu sein, und nach ihrer Öffnung in die rechte Niere der rechten von Lamellibranchien, also nicht der von Gastropoden zu entsprechen. Endlich sei noch erwähnt, dass der Darmtractus sich leicht von dem der Urconchifere herleiten lässt; Speicheldrüsen fehlen, doch sind drüsige Säcke, welche den »Buccaldrüsen« von *Haliotis* homolog sind, vorhanden, dessgleichen ein Kropf.

Die Cephalopoden haben den söhlichen Kriechfuß in ähnlicher Weise umgebildet, wie es bei manchen Tectibranchien und Pteropoden der Fall ist, indem die Seitenlappen sich verbreiterten; diese legen sich aber hier rohrartig zusammen und verwachsen meistens mit ihren Rändern zu dem »Trichter«. Ihn allein kann ich für das Homologon des Gastropodenfußes halten, während die Arme eine Neubildung sind, analog den Greiforganen der Pneumodermatiden, allerdings nicht wie bei diesen morphologisch als Anhänge des Kopfes, sondern als solche des Fußes, wie aus ihrer Innervirung hervorgeht. Die Annahme einer schwimmenden Lebensweise hat in beiden Fällen die Veranlassung zu diesen Umbildungen gegeben. Die Arme für ein Homologon des Gastropodenfußes und den Trichter für ein Äquivalent des Epipodiums zu erklären (Pelseneer) scheint mir ein bedauerlicher Missgriff zu sein, der in keiner Weise den Thatsachen entspricht (vgl. 51^{I}, p. 583, 584) und der zu der merkwürdigen Orientirung der Cephalopoden mit dem Kopfe nach unten geführt hat. Die Fußsohle der Mollusken bezeichnet unstreitig die Ventralfläche, daher giebt die Mittellinie des Trichters von *Nautilus* die Ventrallinie der Cephalopoden an, der Mund liegt wie sonst vor und über dem Fuße, der After und die Kiemen dahinter — wie will man all diese Verhältnisse auf die Arme beziehen?

Da bei dieser Umbildung des Kriechfußes in den Trichter letzterer weit kleiner geworden ist, hat sich die Ventralseite im Ganzen bedeutend verkürzt und die Dorsalseite emporgewölbt, darum ist die ursprünglich flache Schale kappenförmig geworden und hat sich weiterhin zu der gekammerten, mit Gas erfüllten Schale umgebildet, wie sie allen älteren, jetzt meist ausgestorbenen Cephalopoden zukam. Dabei sind die beiden hinteren Mantel- und Schalenlappen mit einander verwachsen und haben sich so weit nach vorn ausgedehnt, dass sie den Trichter zum Theil überdecken.

Das Nervensystem von *Nautilus* scheint mir nur mit meiner Auffassung der Arme und des Trichters vereinbar zu sein; es ist mit dem von *Dentalium* und *Arca* verglichen, besonders durch die Kürze der Visceralkommissur ausgezeichnet, was durch die Umbildung der Fußretraktoren verständlich wird, welche ja von ihr sonst umschlossen werden.

Die oberen Buccalganglien von Dibranchien scheinen mir denen von Chitonen homolog zu sein, während sie bei Gastropoden vermuthlich mit den unteren verschmolzen sind und ihre Kommissur sich rückgebildet hat. Möglicherweise ist das Buccalnervensystem von *Nautilus* so zu deuten, dass die vordere untere Kommissur mit den »Pharyngealganglien«, wie PELSENEER (35) meint, der Labialkommissur von Chitonen, *Dentalium* etc. homolog ist und die Buccalganglien der Summe der oberen und unteren entsprechen, wobei indessen das doppelte Konnektiv zwischen Pharyngeal- und Cerebralganglion noch räthselhaft bleibt.

Die beiden Kiemen der Dibranchien sind den Ctenidien der Urconchifere homolog, das zweite Paar von *Nautilus* ist eine Neubildung; von einer Homologie mit den Kiemen der Chitonen kann nicht die Rede sein, da diese den Ctenidien nicht homolog sind.

Auf die übrigen Organe will ich nicht eingehen; durchweg müssen die der Cephalopoden von denen der Urconchifere abgeleitet werden, so auch die Urogenitalorgane mit ihrer merkwürdigen Erweiterung des Pericardiums zu einer »Leibeshöhle«. Ich betone das mit dem größten Nachdruck, da wohl alle Zoologen, die neuerdings sich über die Verwandtschaft der Cephalopoden ausgelassen haben, sich hiermit in Widerspruch befinden und meist eine nähere Beziehung zu den Chitonen vertreten (z. B. 25).

Wenn PLATE der Ansicht von KERR entgegentritt, so ist doch seine eigene Auffassung, dass Cephalopoden und Chitonen sich auf dieselbe Wurzel zurückführen lassen, im Grunde nicht verschieden. Der hintere Nervenring von *Nautilus* ist nicht den Lateralsträngen der Chitonen, sondern der Visceralkommissur der Conchiferen homolog, die Schale ist gleichfalls durchaus derjenigen der letzteren homolog, eben so der Mantel und dessen Blutgefäß: die hintere Aorta.

Dass die Urogenitalorgane nicht primitive Verhältnisse zeigen und etwa wegen des Zusammenhanges zwischen Pericardium und Keimdrüse unmittelbar auf die von Solenogastren zurückgeführt werden können, geht mit völliger Sicherheit aus dem Verhalten der Ausführungsgänge hervor, die mit denen der Solenogastren gar nicht vergleichbar sind (vgl. p. 355), sondern am ehesten neben die der ältesten Lamellibranchien gestellt werden können. Die Cephalopoden erreichen bei Weitem die höchste Organisationsstufe unter den Mollusken und entfernen sich daher am weitesten von den Urformen, sind aber durchaus zu den Conchiferen zu rechnen und nur den Chitonen gegenüber zu stellen, welche von der Urconchifere nicht abgeleitet werden können, wie ich nunmehr zeigen will.

Die Beziehungen der Chitonen zur Urconchifere.

Aus dem bereits durchgeführten Vergleich von Chitonen und Gastropoden folgen zumeist die verwandtschaftlichen Beziehungen der ersteren mit der Urconchifere ohne Weiteres, daher kann ich mich hier darauf beschränken, einige Punkte hervorzuheben.

Unter der Concha bildet sich der dorsale Theil des Hautmuskelschlauches zurück, unter der Chitonenschale als Ganzes betrachtet aber nicht, denn von den meisten Verbindungsmuskeln der Schalenstücke ist es kaum zweifelhaft, dass sie aus dem ursprünglichen Hautmuskelschlauch hervorgegangen sind. Da ferner ontogenetisch ein Zusammenhang der Schalenstücke von Chitonen und eine entsprechende Entwicklung wie bei Conchiferen nicht stattfindet, so scheint mir geschlossen werden zu müssen, dass die Chitonenschale der einheitlichen Schale der Conchiferen überhaupt nicht homolog ist, sondern sich nur in analoger Weise aus einer noch unverkalkten Cuticula gebildet hat, zumal da ja die Zusammensetzung in beiden Fällen nicht unwesentlich verschieden ist (Fehlen des Articulamentums bei Conchiferen) und auch das Vorkommen epithelialer Fortsätze in der Schale der Chitonen einen recht wesentlichen Unterschied gegenüber den Conchiferen darstellt. Dann würde die Mantelkante der Chitonen dem Mantelrande der Conchiferen auch nur analog sein. Dass aus der Cuticula die verkalkte Schale in beiden Fällen hervorging, ist jedenfalls dadurch bedingt, dass die Retraktoren des Fußes bei ihrer Verstärkung eines festen Ansatzes bedurften; an ihren Anheftungsstellen wird die Verkalkung ihren Anfang genommen haben.

Ob die gemeinsamen Stammformen Kalkspicula besessen haben, ist recht schwierig zu entscheiden, jedenfalls finde ich bei Conchiferen nichts Entsprechendes, denn die Kalknädelchen, welche die Concha zuweilen zusammensetzen, kann ich den Stacheln und Schuppen der Chitonen nicht für gleichwerthig halten und die Oberseite des Epipodiums, die ja meiner Ansicht nach der stacheltragenden Fläche des Notäums homolog ist, trägt weder Stacheln noch eine stärkere Cuticula.

Der Urconchifere gegenüber ist die Eingeweidemasse der Chitonen im Querschnitt bedeutend abgerundet und der Körper im Ganzen mehr verlängert und verschmälert.

Da die Kiemen der Chitonen den Ctenidien der Conchiferen nicht homolog sind und da jeder der beiden Gruppen Homologa der Kiemen der anderen Gruppe fehlen, hat die gemeinsame Ausgangsform weder die einen, noch die anderen besessen. Dass sie darum noch nicht ganz kiemenlos gewesen zu sein braucht, will ich weiterhin besprechen.

Von den Sinnesorganen hat die Ausgangsform eine Kopffalte, das Subradularorgan, jedenfalls auch ein paar Augen, zahlreiche Seitenorgane und ein sensibles Epithel am Körperrande, sowie vielleicht neben dem After ein paar Sinneshügel besessen. Tentakel, Otokrypten, Spengel'sche Organe etc. fehlten noch.

Das Nervensystem war dem der Chitonen sehr ähnlich, doch waren die Konnektive zwischen Pedal- und Lateralsträngen eben so gangliös wie die Längsstränge und bildeten somit nicht bloße Verbindungen centraler Theile, sondern gehörten mit zu diesen; da das Thier breiter war, als die Chitonen (ohne die Ränder des Notäums), so waren die Lateralstränge weiter von den pedalen entfernt und die letzteren haben wahrscheinlich Nerven zur dorsalen Körperwand emporgesandt. Die Visceralkommissur der Urconchifere mag sich aus diesem gangliösen Plexus mit den Mantellappen und Kiemen entwickelt haben.

In den Verdauungsorganen stimmen die Chitonen im Ganzen mit der Urconchifere überein, haben aber noch keinen Kiefer, dafür eine hoch differenzirte Radula mit sehr ungleichartigen Platten und die Gasblasen in den Knorpeln erworben, weiterhin ist bei ihnen die Anheftung zweier Bündel von Zungenmuskeln an der Schale eingetreten und durch sie sind die Säcke des Kropfes so umgeformt, dass nur ihr Vorderende mit dem Schlund in Zusammenhang geblieben ist, endlich ist der Darm stärker gewunden und häufig die Leber unsymmetrisch geworden.

Die völlige Trennung der Keimdrüsen von den Pericardien und den Nieren und die Ausbildung ektodermaler, im weiblichen Geschlecht drüsiger Ausführungsgänge unterscheidet die Chitonen von der Urconchifere, ferner sind die beiden Pericardien und Herzkammern, eben so die beiden Keimdrüsen über dem Darm mit einander fast immer verschmolzen, schließlich haben die Nieren eine nach vorn gerichtete Schleifenform angenommen und ihre Mündung hat sich weiter nach vorn verschoben.

Da die Kiemen der Chitonen andersartige Bildungen als bei Conchiferen sind, verhält sich auch das Blutgefäßsystem verschieden und die auffälligste Differenz ist das Fehlen der hinteren Aorta bei den ersteren, was mit dem Fehlen des Mantels in Zusammenhang steht.

Man wird danach für die gemeinsame Ausgangsform der Chitonen und Conchiferen folgende Organisation anzunehmen haben: es war ein dorsal ganz flaches Thier, dessen Ventralseite zum großen Theil in eine Kriechsohle umgewandelt war, doch war vorn ein mit einer hufeisenförmigen sensiblen Falte und einem Paar becherförmiger Augen ausgestatteter Kopf abgesetzt und hinten eine Analregion mit den Nierenmündungen und wahrscheinlich mit respiratorischen Fältchen, die den After im Halbkreis strahlig umgeben, daneben vielleicht mit einem Paar von Sinneshügeln. Von Fußdrüsen war eine vordere mit einer Einstülpung und zahlreiche Schleimdrüsenzellen im Epithel vorhanden, und zwar muköse am Vorderrande, visköse im größten Theil der Sohle. Der Rücken war zum großen Theil von einer Cuticula bedeckt, möglicherweise in Verbindung mit mehr oder weniger verkalkten Stacheln. Die Seitentheile waren unbedeckt und trugen am Rande ein sensibles Epithel und darunter zahlreiche Sinneshügel, die vielleicht ursprünglich denen neben dem After gleichwerthig waren.

Es war ein vollständiger, aus vier Schichten zusammengesetzter Hautmuskelschlauch vorhanden, nur über der Sohle unterbrochen; von dieser zogen zahlreiche Transversalmuskeln zum Rücken empor; der Darmtrakt ruhte auf einer Reihe ventraler Quermuskeln. Unter dem Hautmuskelschlauch verliefen zwei dorsale Längsmuskelbänder. Das Nervensystem war durchaus gangliös und bestand aus einem Schlundring, zwei Paaren von Buccal- und einem Paar Subradularganglien im Kopfe, zwei Längsstämmen im Fuße und zwei solchen in den Seitentheilen, von den Seitentheilen des Schlundringes ausgehend und durch einen gangliösen Plexus mit einander verbunden.

Auf einen Lippentheil folgte eine geräumige Buccalhöhle mit einer aus zahlreichen gleichartigen Platten und einer Grundmembran bestehenden Radula auf einem zungenförmigen ventralen Vorsprunge, der von paarigen Knorpelmassen gestützt und durch eine sehr komplicirte Muskulatur bewegt wurde; unter seinem Vorderende lag das ausstülpbare Subradularorgan, eine Art sensibler Unterzunge. Der Radula gegenüber fanden sich dorsal ein paar muköse Drüsensäcke, davor aber kein Kiefer, auch waren Speicheldrüsen nicht vorhanden. Der entodermale Darm besaß zunächst ein Paar von weiten Drüsensäcken, weiterhin einen sackförmigen Magen mit einer paarigen, symmetrischen Leber, im Übrigen war er eng und bildete hinter dem Magen eine nach vorn gewendete Schlinge; der After lag hinter dem Fuß.

Die paarigen Urogenitalorgane lagen seitlich vom Darmtractus, zuvorderst die getrennt-geschlechtlichen Keimdrüsen, deren Ausführungsgänge in die Vorderenden der Nieren führten, dahinter die

Pericardien, die gleichfalls mit den Vorderenden der Nieren in Zusammenhang standen; die letzteren waren Säcke mit gefalteter Wand und hinterer Mündung in der Nähe des Afters. Jedes Pericardium enthielt ein aus einer weiten seitlichen Vorkammer und einer medianwärts gelegenen muskulösen Kammer bestehendes Herz; die beiden Aorten dürften sich vorn in der Mitte mit einander vereinigt haben. Im Fuß und seitlich von ihm verliefen je zwei Gefäße, der mediane Fußsinus war von der Eingeweidehöhle nur unvollkommen durch die ventralen Quermuskeln getrennt.

Diese hypothetische Thierform bezeichne ich als Urmollusk. Vergleicht man sie mit den ursprünglichsten Chitonen, so wird man im Ganzen zugeben können, dass diese jener im Ganzen unter allen Mollusken am nächsten stehen. Sie sind von ihr hauptsächlich in folgenden Punkten unterschieden:

1) Durch Verkalken der Cuticula haben sich acht dorsale Schalenstücke, die vorn bis über den Kopf reichen, gebildet; ob die kleinen Kalkschuppen in der Cuticula schon vorhanden waren oder sich bei Chitonen besonders ausgebildet haben, erscheint mir nicht ganz klar. Jedenfalls aber hat sich die Cuticula bis zum Rande ausgedehnt und hier ist eine sekundäre Kante entstanden, indem sich der ursprüngliche Rand nach unten herabbog. Diese ganze Randpartie hat sich vorn über dem Kopf und hinten über dem After zu einem Ringe geschlossen.

2) Im Anschluss an die respiratorischen Fältchen am After, vielleicht zum Theil aus diesen, sind neben dem After und dem hinteren Theil des Fußes doppelfiedrige Kiemen in Mehrzahl entstanden, die von den herabgebogenen Seitentheilen des Körpers eingeschlossen werden.

3) Die Augen sind rückgebildet.

4) Die vordere Fußdrüse ist verschwunden und nur bei den Larven erhalten.

5) Der Hautmuskelschlauch ist in Folge der Schalenentwicklung theils um-, theils rückgebildet.

6) Die Radulaplatten haben sich sehr verschieden entwickelt und zum Theil ihre Schneiden verloren; in den Zungenknorpeln sind Gasblasen entstanden. Zwei Bündel von Zungenmuskeln haben sich an der Schale angeheftet und die Schlundsäcke eingeschnürt. Der Darm hat eine zweite Schlinge gebildet.

7) In der Regel sind die beiden Keimdrüsen über dem Darm verschmolzen und haben immer besondere Ausführungsgänge erhalten. Die beiden Pericardien und Herzkammern sind stets mit einander

vereinigt. Die Nieren haben sich verlängert und eine nach vorn gerichtete Schleife gebildet; ihre Mündungen sind etwas nach vorn verlagert.

8) Mit den Kiemen hat sich das Vas efferens, vielleicht durch Trennung vom Vas afferens entwickelt.

Andererseits ist die Urconchifere, die Ausgangsform aller übrigen Mollusken, aus dem skizzirten Urmollusk in folgender Weise hervorgegangen:

1) Die Cuticula hat sich in eine einheitliche Kalkschale mit hinterem Einschnitt und überstehenden Rändern, welche von einer Hautfalte, dem Mantel, gebildet werden, umgewandelt. Der Kopf und die Seitenränder bleiben unbedeckt.

2) Unter den hinteren Mantellappen sind zwei doppelfiedrige Kiemen entstanden, über deren ausführendem Gefäß ein sensibler Epithelstreifen, das Osphradium, liegt.

3) An den Seitenrändern sind zahlreiche Tentakel entstanden und im Fuße ein Paar von Otokrypten.

4) An der Unterseite des Mantels ist die »Hypobranchialdrüse« entstanden.

5) Der Hautmuskelschlauch hat sich unter der Schale zurückgebildet; sonst ist er theilweise in der ursprünglichen Zusammensetzung erhalten, zum großen Theil aber umgebildet.

6) An der Vorderwand der Mundhöhle ist eine cuticulare Bildung, der »Kiefer«, entstanden.

7) Als Abzweigungen vom Anfangstheil der Aorten hat sich ein Paar hinterer Aorten gebildet, die sich unter dem Darm mit einander vereinigten und die beiden Mantellappen versorgten.

8) Mit den Kiemen, Osphradien und Mantellappen hat sich für ihre Innervirung ein gangliöser Ring gebildet: die Visceralkommissur.

Die Beziehungen der Solenogastren zum Urmollusk.

Der Kernpunkt meiner Erörterungen ist nun das Verhältnis der Solenogastren zu der soeben dargestellten Ausgangsform der Mollusken; nur mit ihr wird man einen unmittelbaren Vergleich durchführen und sie von einer gemeinsamen Stammform ableiten dürfen. Wir werden sehen, dass die Solenogastren in einigen Punkten sich selbständig weiter entwickelt haben, im Ganzen aber nicht unwesentlich tiefer stehen als dieses Urmollusk. Im Grunde sind freilich die eigenen Erwerbungen der ältesten Solenogastren nur geringfügig und fast sämmtlich durch einen Vorgang bedingt: die Umwandlung des flachen, scheibenförmigen Körpers in einen drehrunden, gestreckten, jedenfalls in Folge einer veränderten Lebensweise, indem die Thiere vielleicht sich in den Boden einwühlten, wie es *Neomenia* thut. Dadurch ist zunächst die Fortsetzung der dorsalen Cuticula über die Ventralseite bedingt, sodann die Zurückziehung folgender Organe in besondere Gruben: 1) der Sinnesorgane am Vorderende, 2) der sohlenartigen Flimmerrinne, 3) der Analgegend mit den Kiemenfalten und der Genitalöffnung, 4) der hinteren Sinnesgrube; ferner die Verlagerung der Genitalorgane aus den Seitentheilen dorsalwärts, welche zur Verschmelzung der beiden ursprünglich getrennten Pericardien führte, und damit in Zusammenhang die Verschmelzung zweier ursprünglich getrennten Längsgefäße zu einem dorsomedianen.

Außerdem ist die Komplikation des vorderen Sinnesorgans und vielleicht die Erwerbung der hinteren Grube von den Solenogastren erworben, auch dürften ursprünglich die seitlichen Säcke des Mitteldarmes tiefer gewesen sein. Ob die Kalkspicula von ihnen erworben sind, halte ich für etwas zweifelhaft, doch spricht Manches dafür, dass sie der mit den Mollusken gemeinsamen Stammform, wenigstens in schwächerer Entwicklung, bereits zukamen.

Im Übrigen entsprechen die ältesten Solenogastren, welchen die Gattung *Neomenia* am meisten nahe kommt, der Ausgangsform, von der sich auch das Urmollusk ableiten lässt.

Demnach lässt sich diese Ausgangsform in folgender Weise andeuten:

Es war ein flaches, scheibenförmiges Thier mit einer dorsalen Cuticula, aus welcher vielleicht Stacheln hervorragten, ventral mit Wimperepithel bekleidet, ohne abgesetzten Kopf und Fuß, doch mit einer Kriechsohle, in deren Epithel sich zahlreiche Drüsenzellen fanden.

Die Mundöffnung wurde von einer hufeisenförmigen Sinnesfalte umgeben und die Analöffnung wahrscheinlich von einer Anzahl strahliger Fältchen, die eine respiratorische Funktion hatten. Ob Augen vorhanden waren, ist ungewiss; wahrscheinlich aber war der Körperrand mit einem sensiblen Epithel bekleidet, und unter dem Rande fanden sich vielleicht schon Sinneshügel.

Die Muskulatur bestand aus einem vierschichtigen Hautmuskelschlauch, zahlreichen Transversal- und ventralen Quermuskeln, von denen die ersteren zwischen den Säcken des Mitteldarmes dorsoventral verliefen.

Das Nervensystem bestand aus einem paarigen oberen Schlundganglion, einem Paar von Buccalganglien und zwei Paaren von Längsstämmen, deren seitliche hauptsächlich die sensiblen Ränder innervirten; dazwischen war ein gangliöser Plexus vorhanden.

Der Darmtractus begann mit einem aus zwei Abschnitten bestehenden Vorderdarm; der vordere Abschnitt war vielleicht schon vorstülpbar, er umfasste mit seinem Hinterende den Vordertheil des hinteren Abschnittes, in welchen vermuthlich subepitheliale Drüsenzellen mündeten. Es mag in diesem Abschnitt eine kleine, aus spitzen Chitinzähnchen bestehende Radula vorhanden gewesen sein. Der Vorderdarm mündete von unten in den Mitteldarm von dessen Vorderende entfernt, so dass sich dieser blindsackförmig über jenem fortsetzte. Der Mitteldarm besaß zahlreiche seitliche Drüsensäcke, die nach hinten hin allmählich verschwanden, so dass ein kurzer einfacher Enddarm gebildet wurde, der in der Nähe des Hinterendes ausmündete.

In den Seitentheilen des Körpers lag jederseits eine zwittrige Keimdrüse, vermuthlich aus einer Reihe von Säcken und einem Längsgange bestehend; am Hinterende, wo diese Säcke aufhörten, erweiterte sich der Ausführungsgang zu einer Art von Uterus oder Vesicula seminalis, um sich dann wieder zu verengen. Der Endtheil, wahrscheinlich von ektodermaler Herkunft, war eine Schalendrüse. Ob Kopulationsorgane (Begattungstasche, zwei Penisstacheln) vorhanden waren, ist etwas zweifelhaft. Von den Kiemenfältchen verlief jederseits zwischen Enddarm und Uterus ein Blutgefäß, wahrscheinlich dem letzteren rinnenförmig eingesenkt, zunächst schräg nach oben, dann nach vorn bis in die Nähe der oberen Schlundganglien, wo es in die allgemeine Leibeshöhle auslief. Besondere Exkretionsorgane fehlten vielleicht, wenn nicht etwa Reste von »Protonephridien« erhalten waren.

Während sich aus dieser Thierform die Solenogastren in der angegebenen Weise leicht herleiten lassen und ihr im Ganzen recht nahe stehen, ist der Schritt zu dem Urmollusk ein sehr großer, besonders die Differenz in den inneren Organen. Die Ventralseite hat sich zu einem deutlichen Kriechfuß umgebildet, dessen Retraktoren sich dorsal inseriren. Das Nervensystem des Kopfes ist bedeutend verändert durch Ausbildung eines Ringes um den Schlund, durch Entstehung eines vorderen Paares von Buccalganglien und des Subradularorgans mit seinen Ganglien.

Der ektodermale Schlund ist in der Weise umgebildet, dass der vordere Abschnitt zu einem kurzen, sehr erweiterungsfähigen und sensiblen Lippentheil wurde, während der hintere den umfangreichen Radula-Apparat mit seinen Knorpeln und Muskeln, sowie die Buccaldrüsen erhielt und dadurch sich erst zu dem starken Pharynx der Mollusken entwickelte. Die Radula selbst erhielt die charakteristische Grundmembran. Der Vorderdarm führt in das Vorderende des Mitteldarmes, der sich in zwei verschiedene, erweiterte drüsige Abschnitte, den Kropf und den Magen mit der Leber, und im Übrigen in einen engen, resorbirenden, durch eine Schleife verlängerten Darm umgewandelt hat.

Die hermaphroditischen Keimdrüsen wurden getrennt-geschlechtlich; ihre Ausführungsgänge verloren den direkten Zusammenhang mit den Pericardien und wandelten sich in weite, faltige Säcke um, welche eine exkretorische Funktion erhielten, ohne zunächst noch den Zusammenhang mit der Keimdrüse zu verlieren. Ihr ektodermaler Endtheil (Schalendrüse) mit der medianen Ausmündung vor dem After bildete sich zurück, auch die Kopulationsorgane, so weit solche vorhanden waren. Endlich bildeten sich ventral Blutgefäße aus, welche Fuß und Seitentheile versorgten.

Mit diesen Veränderungen hat die Thierform meiner Ansicht nach erst den Schritt in den Formenkreis der Mollusken gethan, worauf ich noch zurückkommen werde.

Verwandtschaftliche Beziehungen der Solenogastren zu den »Würmern«.

Weiter komme ich nun zu der wichtigen Frage, aus welchem Thierkreise kann man die soeben dargestellte Stammform der Solenogastren und Mollusken herleiten? Meines Erachtens ist das nur möglich aus dem Kreise der Turbellarien, nur sie stehen tiefer und nur sie zeigen ein Verhalten der Organe, das dem geschilderten direkt vergleichbar ist.

Die Unterschiede sind die folgenden:

1) Die Ausbildung der dorsalen Cuticula und Stacheln, im Gegensatz zum dorsalen Flimmerepithel der Turbellarien;

2) der Durchbruch des hinteren Darmendes nach außen;

3) die Entstehung der Kiemenfältchen;

4) die Entwicklung der Radula;

5) die Verschmelzung der männlichen und weiblichen Keimdrüsen mit einander;

6) die Entstehung der Blutgefäße;

7) die Rückbildung der Protonephridien.

Hierbei ist nun aber zu berücksichtigen, dass die 2. und 6.

dieser Weiterbildungen sich bei Nemertinen wiederfinden, welche doch wohl zweifellos von Turbellarien abstammen, und daher wird man annehmen können, dass derselbe Zweig der Turbellarien, der zu den Nemertinen hinführt, auch unserer hypothetischen Übergangsform nahe steht. Während die Turbellarien und Nemertinen durchweg von Flimmerepithel, das eine respiratorische Funktion der Epidermis ermöglicht, bekleidet werden, dürfte die Ausbildung der dorsalen Cuticula den Anstoß zur Entstehung von Kiemen gegeben haben, und so nehme ich an, dass solche sich in der sehr einfachen Form eines Halbkreises radiärer Fältchen am After entwickelt haben, woraus dann unmittelbar durch Einziehung der Analgegend die Kiemenhöhle von *Neomenia* hervorgegangen sein würde.

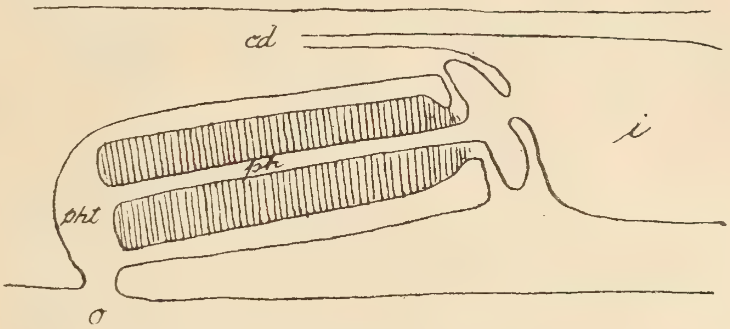
Die Entstehung der Blutgefäße scheint mir mit der Kiemenbildung zusammenzuhängen und ihre Bedeutung in erster Linie eine Vertheilung des sauerstoffreicheren Blutes an diejenigen Organe zu sein, die des Sauerstoffs bedürfen, wozu vor Allem die vorderen Ganglien und wahrscheinlich die Keimdrüsen gehören dürften. Bei Nemertinen mögen die Gefäße besonders aus der Haut am Hinterende Sauerstoff aufnehmen und ihn nach vorn leiten.

Wegen des gänzlichen Fehlens einer Radula bei der so primitiven *Neomenia* ist die Annahme einer solchen bei unserer Zwischenform hypothetisch; wenn eine Radula schon zugegen war, so stand sie sicherlich auf der denkbar niedrigsten Stufe: wahrscheinlich ein etwas stärker vorspringendes Fältchen der ventralen Schlundwand, dessen Epithel mit einigen kleinen, spitzen Chitinkappen besetzt war.

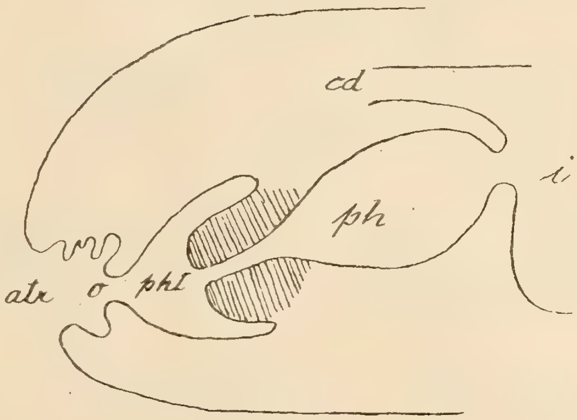
Im Ganzen scheint mir der Vorderdarm von *Neomenia* leicht vom Pharyngealapparat der Turbellarien ableitbar zu sein, indem der hintere Theil desselben, in welchen bei *Neomenia grandis* die subepithelialen Drüsen einmünden, dem Pharynx, der vordere Theil der Pharyngealtasche entspricht (Textfig. 16, 17); die Drüsen sind bei gewissen Turbellarien ganz ähnlich (Lang, 28, Taf. XI, Fig. 9). Dass der vordere Theil bei *Neomenia* hervorgestreckt werden kann, ist vielleicht nur eine besondere Erwerbung der Gattung, da *Proneomenia*-Arten, wie es scheint, diese Fähigkeit meistens nicht besitzen.

Auffallend ähnlich ist ferner die Einmündung des Vorderdarmes in den Mitteldarm an dessen Unterseite bei Turbellarien und Solenogastren, wodurch der vordere mehr oder weniger große Blindsack des Mitteldarmes entsteht, der sich bis über die Cerebralganglien nach vorn erstrecken kann; auch die Seitentaschen des Mitteldarmes der meisten Solenogastren entsprechen sehr gut den Ästen von Turbellarien.

Das drüsige Epithel dieser Seitentaschen ist bei Solenogastren recht ähnlich wie ich es bei *Thysanozoon brocchii* sehe, während der mittlere Hauptdarm diese Drüsen nicht enthält. Demnach ist die hintere Öffnung des Hauptdarmes wohl der Hauptunterschied in den Verdauungsorganen der beiden Thiergruppen.



Textfig. 16.



Textfig. 17.

Textfig. 16. Schemat. Medianschnitt des Pharynx von Turbellarien (nach Arn. Lang). Textfig. 17. Dasselbe von *Neomenia*.

Die Geschlechtsorgane der Turbellarien sind bekanntlich ungemein mannigfaltig; sie stimmen mit denen der Solenogastren darin überein, dass sie proterandrisch zwittrig sind, indessen werden die männlichen und weiblichen Keimstoffe bei jenen stets von verschiedenen Drüsen erzeugt und münden auch meistens von einander getrennt in besondere Kopulationsorgane aus, während bei Solenogastren dieselben Drüsen die männlichen und weiblichen Stoffe erzeugen und auch dieselben Ausführungsgänge besitzen. Diese wird man von jenen doch wohl in der Weise ableiten können, dass man ein Zusammenfließen der Ovarien und Hoden annimmt. Vergleicht man diejenige Form der weiblichen Keimdrüsen von Polycladen, die aus zahlreichen Ovarien und jederseits einem Längsgange, dem »Uterus« besteht, in den die Ovarien sich entleeren, mit den Zwitterdrüsen von *Neomenia*, so wird man die Längsgänge den Uteri recht wohl vergleichen können. Im Bereiche der Keimdrüsen sind diese Gänge bei *Neomenia* ziemlich eng und erweitern sich erst dahinter zu einer Art von Uterus, der bei den Solenogastren zwar durchweg mit dem der Gegenseite zu einem medianen Sacke verschmolzen, aber ursprünglich zweifellos paarig gewesen ist. Die Ausführungsgänge bilden an ihrem Ende eine Anfangs paarige, an der Mündung unpaarige Schalendrüse; eine solche ist auch bei Polycladen vorhanden, aber ganz unpaarig —

demnach kann man annehmen, dass dieser drüsige Theil der Ausführungsgänge sich bei Solenogastren weiter nach innen erstreckt als bei Polycladen, wie er denn wohl auch relativ größer ist als bei diesen. Bei solcher Ableitung wird es verständlich, dass eine völlige Trennung der beiden Ausführungsgänge, wie wir sie bei *Notomenia* und *Chaetoderma* finden, durchaus kein Zeichen einer niederen Organisationsstufe zu sein braucht, als das gewöhnliche Verhalten, auch wird dadurch die Annahme gerechtfertigt, dass die einfachen sackförmigen Gonaden der meisten Solenogastren gegenüber dem Verhalten von *Neomenia* einen sekundär veränderten Zustand darstellen.

Ob auch die Kopulationsorgane von *Neomenia* auf die von Polycladen bezogen werden können, mag etwas zweifelhaft sein, unmöglich erscheint es mir nicht. In beiden Fällen ist eine Tasche zur Aufnahme des männlichen Begattungsorgans vorhanden; das letztere ist bei *Neomenia* wie bei manchen Polycladen mit eigenthümlichen Papillen besetzt, es mag aber doch vielleicht bei *Neomenia* eine eigene Erwerbung sein. Merkwürdig ist auch die Ähnlichkeit der »Penisstacheln« von *Neomenia* mit den paarigen Stiletten mancher Polycladen (z. B. *Pseudoceros*); allerdings stehen jene nicht mit den Samengängen in Verbindung; vielleicht kann man annehmen, dass diese Verbindung durch das Zusammenfließen der männlichen und weiblichen Organe verloren gegangen ist, aber die Stilette als Reiz- oder Hilfsorgane bei der Begattung erhalten geblieben sind. Möglicherweise kann auch die Drüse, mit der jeder Stachel von *Neomenia* in Verbindung steht, mit der »Körnerdrüse« von Polycladen in Beziehung gebracht werden. Im Ganzen scheinen mir die Unterschiede nicht so groß zu sein, dass man nicht recht wohl die Geschlechtsorgane der *Neomenia* auf die der Turbellarien beziehen könnte.

Exkretionsorgane fehlen nach unserer jetzigen Kenntnis den Solenogastren, das mag mit der Schwäche ihrer Muskulatur und ihrer meist sehr großen Trägheit zusammenhängen. Die im Hämocöl zerstreuten Chloragogenzellen dürften die Exkretstoffe aufnehmen und vielleicht alsdann den Körper durch die Kloakenwand verlassen (»Präanaldrüse«). Bei der Schwierigkeit, die Protonephridien in Schnitten zu erkennen, erscheint es mir nicht ausgeschlossen, dass Reste von solchen bei Solenogastren vorhanden sind. Von der Zwischenform ist ihre Existenz nicht unwahrscheinlich.

Ob die Rhabditen der Turbellarien etwa sich in stachelförmige Gebilde umwandeln können, während das Epithel eine Cuticula erzeugt, ist vielleicht nicht unmöglich; dazu würde die von mir beobachtete Thatsache stimmen, dass bei jungen *Thysanozoon* die Rhabditen fast ausschließlich dorsal vorkommen.

Die Polycladen besitzen theils ein paar Tentakel auf der Oberseite (Nackententakel), theils vorn ein paar zunächst faltenförmige Randtentakel. LANG hält jene für homolog mit den Tentakeln der *Coeloplana* und der Ctenophoren, diese dagegen für eine Neubildung gewisser cotyler Polycladen (Pseudoceriden und Euryleptiden). Ersteres ist nach WILLEY (64) unrichtig, indessen ist die Sinnesfalte unserer zu den Solenogastren und Mollusken hinführenden Zwischenform wohl sicher den Randtentakeln homolog. Dagegen dürften die beiden becherförmigen Augen der Mollusken den Polycladenaugen kaum homolog sein, da ihr Bau recht verschieden ist.

Auffallend ähnlich ist der Hautmuskelschlauch der Solenogastren und Polycladen. LANG bildet (28, Taf. XII, Fig. 7, 8) Schnitte durch den von *Stylochus* ab, der genau wie ich es bei verschiedenen Solenogastren gesehen habe, aus einer äußeren Quer-, einer inneren Längs- und dazwischen einer gekreuzten Diagonalfaserschicht besteht, wozu ventral noch eine äußere Längsmuskelschicht kommt. Dass die dorsoventralen, zwischen den Darmästen hindurchziehenden Muskelzüge homolog sind, ist kaum zu bezweifeln.

Das Nervensystem ist auch sehr ähnlich, nur fehlen den Solenogastren die dorsalen Längsstränge, die auch bei Turbellarien nicht immer vorkommen.

Im Ganzen dürften die cotylen Polycladen die meisten Beziehungen zu den Solenogastren zeigen. Das habe ich schon früher angenommen (49), indessen dabei ihrem Saugnapf eine Rolle zuertheilt, die er wohl kaum besitzt, nämlich ihn zu dem Fuße der Mollusken in Beziehung gebracht; schon wegen seiner Lage hinter den Geschlechtsöffnungen scheint mir das jetzt unwahrscheinlich zu sein, vielmehr ist jedenfalls der mittlere Theil der Bauchfläche zwischen Mund und Geschlechtsöffnungen in den Molluskenfuß umgewandelt.

Schließlich ist noch zu bemerken, dass sich das parenchymatöse Gewebe der Turbellarien zum großen Theil in Blut umgewandelt hat durch Verflüssigung der Intercellularsubstanz, in welcher nun die Zellen flottiren. Dadurch sind zwischen den Organen Hohlräume entstanden: das Hämocöl, von welchem sich die beiden erwähnten Gefäße abgetrennt haben. In ihnen wird durch Muskelkontraktionen die Blutflüssigkeit von hinten nach vorn getrieben.

So bin ich überzeugt, dass in allen Organen der Organismus der Solenogastren und Mollusken sich von dem der Polycladen — und nur von ihm — ableiten lässt.

Um das zu begründen, muss ich auch das Verhältnis erörtern, in welchem die von mir angenommene Übergangsform zu einigen anderen Würmergruppen steht.

Von den Nemertinen habe ich schon angegeben, dass sie durch ihre Abstammung von den Turbellarien einige Übereinstimmungen mit der bezeichneten Zwischenform besitzen, doch können sie als deren Vorfahren nicht in Betracht kommen, da ihr merkwürdiger Rüssel bei dieser kein Äquivalent hat und da sie durch die völlige Trennung der Keimdrüsen von einander und die Trennung der Geschlechter höher stehen als sie. Auch das Verhalten des Nervensystems spricht entschieden dagegen. Die beiden Blutgefäße mögen in beiden Gruppen homolog sein, doch ist mir nicht bekannt, ob die Richtung der Strömung bei Nemertinen von hinten nach vorn geht, wie es mir freilich am wahrscheinlichsten ist. Der Hautmuskelschlauch beider Gruppen ist sehr ähnlich, kann auch bei Nemertinen ähnlich modificirt werden wie bei *Neomenia*.

Ähnlich unserer Übergangsform besitzen die Gastrotrichen dorsale Cuticulargebilde, die zum Theil den Stacheln von Solenogastren auffallend ähnlich sind (vgl. *Macellomenia*), und ventral zwei Wimperstreifen. Dieser Gegensatz zwischen Dorsal- und Ventralseite dürfte ganz wohl ein Zeichen von Verwandtschaft sein. Die Organisation der Gastrotrichen ist in Folge der sehr geringen Größe bedeutend vereinfacht, einzelne Zellen vertreten die Gewebe. Der Hautmuskelschlauch ist rückgebildet, nur einzelne Muskelzellen sind erhalten, die natürlich auch von einzelnen Ganglienzellen innervirt werden. Daher ist der Nervenplexus äußerst reducirt und nur die Cerebralganglien, welche die vorderen Sinnesorgane innerviren, sind stärker entwickelt. Auch der Darm und das einfache Ovarium sind ungemein vereinfacht.

Meiner Ansicht nach können die Gastrotrichen nur von Turbellarien hergeleitet werden, mit denen sie durch den Besitz von Protonephridien und durch die Art ihrer Fortbewegung verwandt sind. Sie stehen höher als diese durch die Ausbildung der Cuticulargebilde und die Reduktion der Wimperung, die Wimperbüschel am Kopfe, durch die hinteren Haftzacken, die Greifborsten am Munde, die Entstehung des Afters, die Ausbildung eines Hämocöls, die Koncentration des Nervensystems, die unpaarige Keimdrüse; sie sind vereinfacht durch die Größenabnahme, die Rückbildung des Hautmuskelschlauches und des motorischen Nervenplexus, des ausstülpbaren Pharynx, der Darmanhänge und der Begattungsorgane.

Durch diese Vereinfachung ist die Übereinstimmung mit der Übergangsform zu den Mollusken zum Theil verwischt, doch nehme ich an, dass beide sich von einer gemeinsamen Ausgangsform abgezweigt haben, die schon über den Turbellarien stand und besonders durch den Besitz dorsaler Cuticulargebilde, eines Afters, eines Hämocöls von diesen unterschieden war.

Mit den Gastrotrichen sind offenbar nahe verwandt die Rotatorien, aber im Ganzen weiter von der gemeinsamen Ausgangsform entfernt. Ich habe schon früher (49, p. 526—528) darauf hingewiesen, dass die Eigenthümlichkeiten der Räderthiere nur dadurch verständlich werden, dass sie zunächst sich an eine vorübergehend festsitzende Lebensweise angepasst haben, insbesondere der rückziehbare Strudelapparat, der vor Allem und jedenfalls ursprünglich die Aufgabe hat, dem angehefteten Thier die Nahrung herbeizuschaffen, sodann der »Fuß«, eine Weiterbildung der Endzacken von Gastrotrichen, und die häufig starke Kontraktilität des Leibes. Das ist Alles den Vorticellen höchst ähnlich, die ja zweifellos an die festsitzende Lebensweise angepasst sind. Diejenigen Formen, welche nicht festsitzen, sind zum Theil ganz sicher sekundär modificirt; dahin gehören auch die beiden Gattungen, die wegen einer gewissen Ähnlichkeit mit Larven anderer Thiergruppen als besonders wichtige phylogenetische Ausgangsformen angesehen worden sind, *Trochosphaera* und *Hexarthra*. Betrachten wir diese Thiere einmal näher im Vergleich mit der Trochophora und dem Nauplius!

Es ist nicht zu leugnen, dass zwischen der *Trochosphaera* und manchen Trochophora-Larven eine auffallende Ähnlichkeit besteht, und diese Ähnlichkeit mag in erster Reihe HATSCHEK zu seiner berühmten, aber doch verfehlten »Trochophora-Theorie« Anlass gegeben haben, wonach die Rotatorien der Ausgangsform der Anneliden und Mollusken, d. h. der Trochophora, sehr nahe stehen und die am wenigsten veränderten Nachkommen derselben sind. Noch in seinem Lehrbuch stellt HATSCHEK die *Trochosphaera* neben der Trochophora von *Polygordius* dar (p. 312), indessen sagt er (ibid. p. 365): »Wenn auch diese Körpergestalt (der *Trochosphaera*) derjenigen der Trochophora-Form sehr ähnlich erscheint, so dürfen wir dies doch nicht ohne Weiteres für ein ursprüngliches Verhalten erklären, sondern wir müssen an die Möglichkeit einer sekundären Vereinfachung denken; denn es sind in dem Besitz der Magenkiefer und der Kloake schon ganz typische Rotiferencharaktere vorhanden, ja es finden sich hier sogar manche Eigenthümlichkeiten, die weniger ursprünglich erscheinen als bei anderen Rotiferen, so der Mangel des postoralen Wimperkranzes, der unpaare dorsale Taster, das unpaare Ovarium.« In der That ist es nicht eine Möglichkeit, sondern eine Nothwendigkeit, die *Trochosphaera* für eine sekundär modificirte Form zu erklären, die nichts weiter als eine äußerliche Ähnlichkeit mit den Trochophora-Larven erlangt hat, was sich besonders in der Kugelform mit dem äquatorialen Wimperstreifen und der Lage von Mund und After ausspricht. Nicht nur die von HATSCHEK angegebenen Merkmale, sondern vor Allem auch die gänzlich verschiedene Lage des centralen Nervensystems und der Sinnesorgane — bei der Trochophora am oberen Pol, bei *Trochosphaera* unter dem Wimperreifen — schließen eine direkte Beziehung beider Formen zu einander völlig aus, dagegen lassen sich die Ähnlichkeiten ganz befriedigend in anderer Weise erklären, wie ich weiterhin noch zeigen werde.

Noch viel weniger kann ich eine phylogenetische Beziehung zwischen *Hexarthra* und den Nauplius-Larven erkennen; nach der Beschreibung DADAY's (8) hat jene nur dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit diesen, dass der Körper ähnlich geformt ist und sechs Anhänge hat, doch ist deren Lage ganz verschieden, und im Übrigen ist überhaupt kaum eine Übereinstimmung vorhanden, die irgend für eine Verwandtschaft mit Crustaceen spräche. Darum sind DADAY's phylogenetische Spekulationen völlig verfehlt, wie z. B. aus seinem Vergleich zwischen dem »Kaumagen« von Rotiferen und den Kiefern von Cladoceren sich entnehmen lässt. Auch HATSCHEK (20, p. 365) sagt: »Wir betrachten diese Ähnlichkeit nur als Konvergenzerscheinung.«

Der Strudelapparat der Rotiferen ist durch die Wimperbüschel von Gastrotrichen schon angedeutet, aber viel weiter entwickelt und retraktil geworden, eine Eigenschaft, die mir vor Allem den Gedanken nahe legt, dass dieser Apparat zunächst die Herbeischaffung von Nahrungstheilen zu bewirken hat und erst sekundär auch zur Ortsbewegung benutzt wird.

Im Übrigen ist die Haut cuticularisirt und der Hautmuskelschlauch rückgebildet, wie bei Gastrotrichen sind nur einzelne Muskelzellen vorhanden und wie bei diesen besteht das Nervensystem hauptsächlich aus einem oberen Schlundganglion, das die verschiedenen Sinnesorgane innervirt; über deren Homologien ist eine bestimmte Anschauung zur Zeit kaum möglich, vielleicht entsprechen die paarigen Stirntaster den Randtentakeln von Polycladen und vielleicht sind die Augen solchen von Turbellarien homolog. Möglich ist die Homologie der Kiefer im Kaumagen mit der Radula unserer Zwischenform zu den Mollusken und nicht unwahrscheinlich die der Mitteldarmdrüsen mit Darmsäcken der letzteren, dann würden diese beiden Organe den Gastrotrichen verloren gegangen sein. Es könnte die Mundhöhle der Rotatorien der Pharyngealtasche der Polycladen und der Kaumagen dem Pharynx homolog gesetzt werden. Die Kloake indessen und die kontraktile Blase sind besondere Erwerbungen der ersteren. Die Trennung und ganz besonders die verschiedene Ausbildung der beiden Geschlechter sind ein Beweis für die hohe Stellung der Rotiferen im System. Die direkte Entwicklung mag durch das Leben im Süßwasser bedingt sein.

Ich nehme demnach an, dass die Rotatorien wie die Gastrotrichen von einer über den Turbellarien stehenden, vielleicht im Süßwasser lebenden Ausgangsform mit großentheils cuticularisirtem Epithel, mit After und Hämocöl, vermuthlich mit getrennten Geschlechtern und direkter Entwicklung, abgezweigt sind; diese Ausgangsform mag auch schon die geringe Größe und die damit zusammenhängende Reduktion der Gewebe, ferner die drüsigen Endzacken und Wimperbüschel am Kopfe gezeigt haben, auch mag der Kieferapparat, sowie die Mitteldarmdrüse vorhanden gewesen sein. Specielle Erwerbungen der Rotatorien sind der retraktile Strudelapparat, wahrscheinlich auch die dorsalen und ventralen Taster, der lang ausgezogene Fuß, die Kloake und die kontraktile Blase, sowie der Dimorphismus der Geschlechter. Diese Eigenthümlichkeiten sind daher bei der Ausgangsform der Mollusken nicht vorhanden gewesen, insbesondere muss ich die Homologie des Wimperapparates von Rotatorien und der Trochophora mit Entschiedenheit bestreiten (vgl. 49, p. 532—534). Ich möchte hier noch erwähnen, dass HATSCHEK (20, p. 363) die recht plausible Ansicht ausspricht, die Wimperbüschel von Gastrotrichen möchten vielleicht »den cerebralen Wimpergruben des Zygoneurentypus entsprechen«. Wenn aus diesen Büscheln oder doch im Anschluss an sie sich nun der Strudelapparat (Trochus) der Rotatorien entwickelt hat, so würde sich hieraus eine völlig verschiedene Beziehung des letzteren zu den Organen der Trochophora ergeben.

Bezüglich der Nematoden ist zu bemerken, dass auch sie sich von ähnlichen Thierformen ableiten, wie die Solenogastren und Gastrotrichen. Mit der Abrundung des Körpers sind die paarigen

Organe nach der Mitte hin verschoben und hier verschmolzen, so verhält es sich mit den dorsalen und ventralen Längsnerven und eben so mit den Keimdrüsen, auch mit den hinteren Endzacken.

Die Nerven der Nematoden machen es wahrscheinlich, dass ihre Ausgangsform zwei ventrale, zwei seitliche und zwei dorsale Nerven wie die Polycladen besessen hat.

Vom Hautmuskelschlauch sind nur die Längsfasern erhalten; Transversalmuskeln von der Bauchlinie sind wie bei Solenogastren vorhanden. Die »Ventraldrüse« von Meeresnematoden ist vielleicht der Drüse in der Bauchgrube von *Neomenia* an die Seite zu stellen. Wie bei manchen Turbellarien und den Nemertinen giebt es auch bei manchen Nematoden seitliche Gruben am Kopfe. Während der Darm dem von Gastrotrichen sehr ähnlich ist, sind die beiden Spicula des Männchens denen von *Neomenia* merkwürdig ähnlich.

Durch die vollkommene Unterdrückung jeder Wimperung und die specielle Ausbildung der Geschlechtsorgane und des Nervensystems haben die Nematoden sich hauptsächlich von der Ausgangsform entfernt, welche jedenfalls zwischen derjenigen der Gastrotrichen und der der Solenogastren gestanden hat. Jedenfalls hat sie ein Hämocöl und Protonephridien besessen.

In einer ausführlicheren Erörterung wende ich mich nun zu den Anneliden, die des öftern und bis in die neueste Zeit für die Vorfahren der Mollusken erklärt worden sind. Ihre Phylogenie ist noch keineswegs geklärt; besonders ist die Frage, ob die »Archianneliden« ursprüngliche Formen sind oder nicht, häufig diskutirt worden. Ich glaube, dass im Vergleich mit den Thiergruppen, von denen ich die Anneliden herleiten möchte, HATSCHEK's Gattung *Protodrilus* in mehreren Organen wohl zweifellos sehr primitive Zustände zeigt, während er in anderen vielleicht Rückbildungserscheinungen erkennen lässt; andererseits scheinen mir bei Euniciden recht ursprüngliche Verhältnisse vorzuliegen, vielleicht besonders bei *Ophryotrocha*. Daher möchte ich annehmen, dass diese beiden Gruppen sich von der Ausgangsform abgezweigt haben und jede in anderen Organen ursprüngliche Zustände bewahrt hat. Auf die Einzelheiten werde ich im Folgenden eingehen.

Zu den interessantesten Punkten in dem Organismus der Anneliden gehört sicherlich ihr »Cölom« mit dem Nephridialapparat, über dessen Bedeutung schon viel geschrieben worden ist. Ich habe mich früher (49, p. 523) der Ansicht HATSCHEK's und GROBBEN's angeschlossen, dass es »dem Tractus urogenitalis mit dem Pericard von

Mollusken entspricht«. Jetzt habe ich mich indessen überzeugt, dass diese Auffassung, obwohl noch neuerdings gute Kenner der Anneliden (WIRÉN [65], ED. MEYER [31]) sich dafür verwendet haben, ganz und gar unwahrscheinlich ist, so dass ich mich entschieden dagegen erklären muss, und zwar aus folgenden Gründen:

1) Es ist wohl zweifellos, um mit ARN. LANG zu sprechen (29, p. 246), »dass die ursprüngliche Funktion der Annulatennephridien eine exkretorische ist und dass erst sekundär ein Theil der Nephridien die Aufgabe der Ausleitung der Geschlechtsprodukte übernimmt«; damit stimmt GOODRICH (16) vollkommen überein, indem er annimmt, dass erst sekundär durch Verbindung der Nephridien mit Genitaltrichtern für die Keimstoffe Ausführungsgänge gebildet werden. Ist doch zudem durch FRAIPONT (14, p. 41) festgestellt, dass bei *Polygordius* die Nephridien so vollkommen unfähig sind, die Keimstoffe auszuleiten, dass diesen beim Mangel anderer Wege nichts übrig bleibt, als durch die sich auflösende Körperwand auszutreten. Wie verträgt sich das mit der Ansicht, dass das Cölom von vorn herein eine erweiterte Keimdrüse und die Nephridien deren Ausführungsgänge sind?

2) Wie ist es denkbar, dass eine Gonadenhöhle solche Umbildungen erleiden kann, wie die Leibeshöhle der Anneliden in vielen Fällen, wie z. B. bei Capitelliden oder bei Hirudineen? Hier stehen Leibeshöhle und Blutgefäßsystem »mit einander derart in Verbindung, dass es schwer fällt, sie von einander zu trennen« (29, p. 250). Ähnlich ist es bei Crustaceen, wo man außer den beiden Drüsenpaaren, die als Homologa von Nephridien gedeutet werden, nichts als ein Hämocöl kennt, mit welchem die Geschlechtsdrüsen nichts zu schaffen haben.

3) Von dem Epithel der Cölomsäcke werden nach übereinstimmenden Angaben die Längsmuskeln des Körpers erzeugt. Man hat sich das durch die Hypothese zu erklären versucht, dass ursprüngliche Keimzellen ihrer Aufgabe untreu geworden sind und sich in Muskelelemente umgewandelt haben, indessen ist diese Hypothese schon an und für sich durchaus unwahrscheinlich und außerdem würde daraus folgen, dass die Längsmuskulatur der Anneliden nicht derjenigen verwandter Gruppen homolog, sondern eine vollkommene Neubildung ist, während jene sich rückgebildet hat. Kann man eine solche Annahme für wahrscheinlich erklären? Ich glaube nicht.

Für meine Annahme gehe ich aus von folgenden Sätzen LANG's (29, p. 243), denen ich vollkommen beistimme. »Für die Homologie zwischen provisorischen Rumpfnephridien und bleibenden Nephridien spricht der Umstand, dass bis jetzt kein Fall bekannt ist, wo in den nämlichen Segmenten, in welchen provisorische Nephridien auftreten und später verschwinden, später bleibende Nephridien zur Entwicklung gelangen. — Ich halte es für wahrscheinlich, dass auch die embryonalen Kopfnephridien den Rumpfnephridien (provisorischen und bleibenden) homolog sind. — Ursprünglich kommt jedem Segment des segmentirten Annulatenkörpers, auch dem Kopfsegment, ein Nephridienpaar zu.« In Bezug auf die Ausbildung der Nephridien dürfte *Protodrilus* ziemlich primitive Zustände zeigen; ein paar Kopfnephridien und alle übrigen Nephridien ganz gleichartig und zwar am offenen Innenende mit einer Geißel versehen. Zunächst von den Kopfnephridien, sodann aber auch von den Rumpfnephridien bin ich nach ihrem Bau bei *Protodrilus* völlig überzeugt, dass sie den Exkretionsröhren der Platoden homolog sind und dass sie aus diesen dadurch entstanden sind, dass sie sich in eine Reihe von Folgestücken zertheilten, deren jedes an dem ursprünglich geschlossenen, mit einer Wimperflamme versehenen Innenende eine Durchbohrung erhielt. Auch GOODRICH (16) ist nach seinen Untersuchungen der Nephridien von Polychäten zu dieser Anschauung gelangt, zumal es solche ohne innere Mündung giebt.

Wenn die Exkretionsröhren homolog sind, muss aber auch, wie mir scheint, die Leibeshöhle homolog sein; bei Platoden ist zwar eine solche noch nicht entwickelt, aber doch bei anderen Würmern mit »Protonephridien«, von denen auf den vorhergehenden Seiten die Rede war, demnach halte ich das Cölom der Anneliden für nichts principiell Verschiedenes von dem der Gastrotrichen, Rotatorien etc.

Ich nehme daher an, dass die Epithelzellen der ontogenetisch angelegten »Cölomsäcke« hauptsächlich die Mutterzellen der Körpermuskulatur sind, die hier nur im Anschluss an die Segmentirung des übrigen Körpers diese regelmäßige Anordnung angenommen haben.

Phylogenetisch aber halte ich die Zellen, welche das Cölom auskleiden, für gleichwerthig mit den Endothelzellen, welche auch bei anderen Thieren mesodermale Organe bekleiden können, wie solche z. B. auch bei Solenogastren an einigen Orten vorkommen (vgl. 52, p. 293, Taf. XIII, Fig. 47).

Zunächst ist jedenfalls das Hämocöl durch diese von Endothel bekleideten Räume eingeschränkt worden, indem sich das Blutgefäßsystem mehr differenzirte, so dass der ursprünglich einheitliche Hohlraum in diese beiden zerfiel; sekundär können beide aber wieder mit einander zusammenfließen, was bei dieser Annahme nichts Befremdliches hat; beide sind von gleichwerthigem Endothel bekleidet. Hauptsächlich in der Nähe der Blutgefäße können dann die Endothelzellen Exkretstoffe übernehmen und sie dem Hohlraum und durch ihn den Nephridien zuführen; sodann aber werden die zunächst unter dem Endothel gelegenen Keimstoffe leicht durch dieses hindurch in den Hohlraum gelangt sein, ohne indessen von hier einen natürlichen Ausweg zu finden, so dass wie bei *Polygordius* nur durch Platzen der Körperwand eine Entleerung stattfinden kann. Erst sekundär können Nephridien sich zur Ausleitung der Keimstoffe umbilden.

Sicherlich ist der Aufenthalt der Keimstoffe »in einem von Exkretionsprodukten inficirten Medium« (31, p. 571), wie es hiernach bei Anneliden ursprünglich zweifellos der Fall ist, für jene nicht günstig und so erklärt sich das Bestreben nach einer Trennung beider, wie es bei höheren Anneliden deutlich genug hervortritt.

Die Kammerung der Leibeshöhle kann offenbar nur durch die Muskeln und Bänder bewirkt worden sein, welche den Hohlraum durchziehen, vor Allem durch diejenigen, die den Darmtractus tragen, das sind stärkere dorsoventrale Züge zwischen den seitlichen Säcken des Mitteldarmes und ursprünglich strahlige, von hier zur Leibeswand verlaufende Bänder, welche in Folge der Umbildung der Körpermuskulatur sich zum Theil in bindegewebige Häute umgewandelt haben, die bekanntlich sehr häufig unvollständig oder umgebildet sind, wobei wahrscheinlich die Gestaltung des Mitteldarmes einen wesentlichen Faktor bildet. Daher rührt natürlich auch die Unregelmäßigkeit der Kammerung im Bereiche des Vorderdarmes.

Um nochmals meine Auffassung, die mit allen mir bekannten Thatsachen in Einklang steht, mit wenig Worten zu wiederholen, stelle ich folgende Sätze auf:

1) Leibeshöhle und Nephridien der Anneliden sind denen der »Scoleciden« Hatschek's homolog;

2) die Gonaden haben weder einen Hohlraum, noch eigene Ausführungsgänge, sondern werden in die Leibeshöhle entleert;

3) die Längsmuskulatur ist derjenigen der Scoleciden homolog.

Die Auffassung Hatschek's, dass die »Cephalidier oder Aposcoleciden« »sekundäre Organsysteme« haben (20), welche denen der Scoleciden nicht homolog sind, scheint mir ein recht unglücklicher Schematismus zu sein, der nur geeignet ist, eine einheitliche Auffassung der Thiere ohne Noth zu erschweren.

Ich will nun weiter den Organismus der Anneliden mit demjenigen der Übergangsform zwischen Turbellarien und Mollusken zu vergleichen versuchen.

In Bezug auf Cuticularbildungen verhalten sich einige Anneliden noch sehr primitiv, indem die Wimperung zum Theil, besonders in Form von Kränzen erhalten ist, wie bei *Protodrilus* und *Ophryotrocha*; außerdem ist eine flimmernde Bauchfurche vorhanden (*Protodrilus*, Serpuliden), welche wohl sicher der von Solenogastren homolog ist.

Die Borsten der Chätopoden sind bei *Protodrilus* zwar nicht vorhanden, doch halte ich es für möglich, dass hierin die »Archianneliden« weniger primitiv sind als die Polychäten. Die borstentragenden Parapodien könnte man sich als Reste der Seitentheile einer flachen, turbellarienförmigen Ausgangsform denken, welche durch regelmäßige Einschnürungen zertheilt worden sind. Dass diese segmentalen Fortsätze mit der inneren Segmentirung übereinstimmen, ist wahrscheinlich dadurch bedingt, dass ein Theil ihrer Muskeln, wie die ventralen Quermuskeln und die von der ventralen Mittellinie zu ihnen ziehenden Transversalmuskeln, schon eine entsprechende Anordnung zeigte. Die Einschnürungen entsprechen bei *Diopatra* denen des Mitteldarmes und beide sind durch die Dissepimente mit einander verbunden, daher wird man diesen wahrscheinlich auch einen Einfluss bei der Ausbildung der äußeren Segmentirung zugestehen dürfen; bei anderen Anneliden (*Nereis*) gehen die Dissepimente zu den Darmsäcken, aber zu den äußeren Einschnürungen. Wie ich schon angab, sind die Dissepimente vermuthlich ursprünglich radiäre Muskelbänder gewesen, die vom Mitteldarm zwischen den seitlichen Taschen oder von ihrem Umfange zur Leibeswand ausstrahlten.

Die parapodialen Borsten mögen mit den Stacheln unserer Übergangsform und vielleicht auch mit denen der Gastrotrichen auf dieselbe Anlage zurückführbar sein, indem sie wohl gegen den Rand hin stärker oder im Anfange ausschließlich vorhanden waren, wie etwa bei *Enantia* unter den Polycladen.

Hatschek betrachtet die beiden Tentakel von *Protodrilus* als »Primärtentakel«, also wohl als ursprünglichstes Tastorgan, von dem sich annehmen lässt, dass es auch den Vorfahren der Anneliden schon eigen gewesen ist, und in der That sehe ich keinen Grund, warum ich diese Tentakel nicht als Homologon der Enden der Kopffalte von unserer Zwischenform und der Randtentakel von Turbellarien ansehen sollte.

Hatschek hat sich mit der Homologie dieser Primärtentakel beschäftigt (20, p. 421, 422), indessen ist er bezüglich der Euniciden wie mir scheint, in einen Irrthum verfallen. Er schreibt (p. 421) »bei den Rapacien werden die von uns als Primärtentakeln bezeichneten Gebilde als »Palpen«, die von uns als Cerebralcirren bezeichneten Anhänge dagegen als »Tentakeln« unterschieden« — und (p. 422) »bei den Rapacien sind sie (die Primärtentakel) in den meisten Fällen vorhanden, doch sind sie hier kurz stummelförmig (»Palpen«) und sind an die Ventralseite des Protomiums gerückt«. Dabei giebt er (Fig. 397) eine Abbildung von *Diopatra*, in welcher die beiden »Stummelfühler« (EHLERS) als Primärtentakel bezeichnet werden, diese sind aber doch keineswegs mit den »Palpen« identisch.

Bei *Ophryotrocha* finden sich zwei dorsale und zwei ventrale Tentakel und wahrscheinlich werden die ersteren als die Primärtentakel, die letzteren als Palpentaster anzusehen sein. Bei den meisten Euniciden fehlen nun aber die »Stummelfühler«, welche den dorsalen Tentakeln von *Ophryotrocha* nach ihrer Lage wohl am besten entsprechen und daher wohl die Primärtentakel darstellen, und demnach sind diese wahrscheinlich bei den Rapacien häufig rückgebildet (bei *Nereis* sind aber doch wohl die beiden vorderen Tentakel die Primärtentakel und nicht Cerebralcirren, wie HATSCHEK anzunehmen scheint) und jedenfalls nicht mit den Palpen identisch, auf deren morphologische Bedeutung ich noch zurückkommen werde.

Die Cerebralcirren werden als Äquivalent der Parapodialcirren angesehen, sind demnach ein Derivat der Seitenlinie, gerade so wie die Kopftentakel der Gastropoden nach meiner Auffassung. Eine Homologie freilich zwischen den Tentakeln des Epipodiums und den Parapodialcirren nehme ich nicht an, sie sind nur analog.

Ob die Augen von Anneliden denen der Mollusken homolog sind, erscheint mir zweifelhaft; *Ophryotrocha* besitzt deren zwei dorsal hinter den Flimmergruben, *Protodrilus schneideri* und ein von mir untersuchter *Saccocirrus* dagegen zwei solche vor dem Cerebralganglion, so dass jene diesen nicht homolog sein können. Von den Flimmergruben der Polychäten ist es mehr als wahrscheinlich, dass sie mit denen der Nemertinen homolog und von einer gemeinsamen Stammform ererbt sind. Dagegen sind die bei Polychäten vereinzelt auftretenden Otocysten oder Otokrypten wohl sicher denen der Mollusken nicht homolog, da solche bei Solenogastren und Chitonen fehlen.

Bei *Eunice auriculata* sind an der Basis der Rückencirren ähnliche Seitenorgane wie bei Capitelliden beschrieben, bei *Saccocirrus* finden sich Sinneshügel in der Nähe der Borstenbündel, daher kann man annehmen, dass solche Hautsinnesorgane schon von vorn herein im Bereiche der Seitenlinie vorhanden waren und dass sie denen von Lepidopleuriden und *Haliotis* homolog sind.

Die Parapodien dürften sich in ihrer einfachsten Form bei *Ophryotrocha* vorfinden. Ich möchte sie, wie bereits erwähnt, auf die Seitentheile der flachen Ausgangsform zurückführen. Die ursprünglich jedenfalls ganz äußerlichen Borsten sind meist stark nach innen verlängert und aus dem Hautmuskelschlauch haben sich im Anschluss daran die an ihrer Basis inserirenden Züge herausgebildet, die zu ihrer Bewegung dienen. An der Ventralseite der Parapodien münden häufig starke Drüsenmassen aus.

Die hinteren Endzacken von *Protodrilus* sind wohl zweifellos denen der Gastrotrichen etc. homolog. Wie sich die hinteren Cirren der Polychäten dazu verhalten, ist mir nicht klar geworden, ich vermuthe, dass sie sich ähnlich zu ihnen verhalten, wie die Cerebralcirren zu den Primärtentakeln.

Besonders wichtig scheint mir ein Vergleich der Muskulatur von Anneliden mit derjenigen der Turbellarien und Solenogastren zu sein. Wir finden bei *Diopatra*, die ich daraufhin untersucht habe, unter der Hypodermis eine durch die Parapodien unterbrochene Ringmuskelschicht, unter ihr jederseits einen dorsalen und einen ventralen Längsmuskel (Fig. 159, 160). Bei Solenogastren besteht dagegen, wenn ich von den ventralen äußeren Längsmuskeln absehe, die schon manchmal rückgebildet sind, der Hautmuskelschlauch aus der äußeren Ringfaserschicht, einer inneren Längsmuskulatur und einer mittleren Diagonalfaserschicht. Berücksichtigen wir nun, dass die Ausbildung der Parapodien sowie die Ringelung des Körpers den zusammenhängenden Hautmuskelschlauch unterbrochen hat, so wird es verständlich, dass die Diagonalfasern, die nun doch nicht mehr eine zusammenhängende Lage bilden konnten, sich rückgebildet haben, und andererseits muss die größere Beweglichkeit der Anneliden mit ihrer schlängelnden Bewegung eine Verstärkung der Längsmuskeln, die gleichfalls durch die Parapodien in eine dorsale und eine ventrale Hälfte getheilt wurden und die schon von vorn herein in der ventralen Mittellinie unterbrochen waren, eben so wie bei *Chaetoderma* herbeigeführt haben. Dorsal hängt die Längsmuskulatur zuweilen zusammen, wie ich es bei Serpuliden gesehen habe; bei *Diopatra* ist sie dagegen durch Transversalmuskeln in der Mitte unterbrochen. Die ventralen Längsmuskeln werden jederseits durch einen Transversalmuskel unvollständig getheilt (Fig. 160), worin ich einen Grund sehe, dass sie von vorn herein nicht als einheitliche Muskeln angelegt, sondern erst durch Koncentration dazu geworden sind. Ich sehe nicht den geringsten Grund, warum die Ring- und Längsmuskeln von Anneliden und Solenogastren nicht homolog sein sollten. Die epitheliale Anordnung der die Längsmuskeln erzeugenden Zellen bei Anneliden kann ich unmöglich als Gegengrund gelten lassen.

Außer dem Hautmuskelschlauch fanden wir bei Solenogastren Transversalmuskeln, welche von der Ventralseite zwischen den Mitteldarmsäcken zur dorsalen Körperwand und zur Seitenwand ziehen, ganz ähnlich bei Anneliden; die ersteren entspringen bei *Diopatra* zwischen Bauchmark und ventralem Längsmuskel, verlaufen zwischen den Darmsäcken und inseriren dorsal innerhalb von den Längsmuskeln (Fig. 160 trm_1); die letzteren ziehen von eben dort schräg nach außen und schmiegen sich der Seitenfläche des dorsalen Längsmuskels an (Fig. 160 trm_2). Von hier ziehen außerdem noch Muskelzüge herab, die den ventralen Längsmuskel durchsetzen (Fig. 160 trm_3); für diese kenne ich bei Solenogastren kein Äquivalent, sie mögen den weiter seitwärts gelegenen Dorsoventralzügen von Turbellarien entsprechen. Ganz wie bei Solenogastren giebt es auch bei *Diopatra* ventrale Quermuskeln, die unter dem Darm und über dem Bauchmark liegen und in den Parapodien endigen (Fig. 160 *s*). So ist die Übereinstimmung in der Muskulatur von Anneliden und Solenogastren sehr groß, zweifellos ist die der ersteren bedeutend höher entwickelt. Die seitlichen Theile des Hautmuskelschlauches sind durch die tief ins Innere, zum Theil fast bis an den Mitteldarm reichenden Borsten modificirt, indem sich einzelne Züge von der Oberhaut abgehoben haben und zu den Bewegungsmuskeln der Borsten geworden sind. Endlich sind, wie erwähnt, die radiären Aufhängebänder des Mitteldarmes mit Resten des parenchymatischen Gewebes in die Dissepimente übergegangen, denen ich lediglich die mechanische Aufgabe zuertheile, den Darm und auch einige andere Organe, wie besonders die zu den Parapodien gehenden Blutgefäße zu tragen.

Die Cerebralganglien sind in Zusammenhang mit den Sinnesorganen des Kopfes bei Polychäten recht verschieden gestaltet, bei den mit Cerebralcirren ausgestatteten Euniciden sehr komplicirt. Von dem vorn und ventral gelegenen Theil gehen bei *Diopatra* die kurzen Konnektive zu den Buccalganglien, welche vorn stark gangliös sind, hier dicht an einander liegen und durch eine Kommissur verbunden sind (Fig. 155). Von hier verlaufen unter dem Epithel des dorsalen Abschnittes der Mundhöhle, aber außerhalb von der Basalmembran, zwei Stränge nach hinten und hängen in der Falte, welche den

Schlund vom Kiefersack trennt, mit einander zusammen. Von der Mitte dieser hinteren Verbindung entspringt ein starker Nerv, der sich dann theilt und die Kiefermuskulatur versorgt, während unter dem Schlundepithel zwei Nerven (Fig. 159 *n*) noch weiter nach hinten verlaufen, um schließlich zu verschwinden.

Von den Konnektiven zum Bauchmark (Fig. 158) entspringt je ein dorsaler Nerv (*n*) zum Cirrus des ersten Segments und ein ventraler zur Unterlippe (n_1), welche von demselben Segment gebildet wird. Sollte das nicht bei *Lysidice*, wo der Lippennerv vom Buccalkonnektiv entspringen soll (35, p. 85, Fig. 207), eben so sein?

Die vorderen Bauchmarkganglien sind durch drei Konnektive mit einander verbunden (Fig. 159), von denen weiter hinten das mittlere fehlt. Auch bei anderen Anneliden hat man diese drei Längskonnektive gesehen und dem mittelsten die nervösen Bestandtheile der Bauchrinne von *Protodrilus* homologisirt, wie ich glaube mit Recht. Außerdem sei noch erwähnt, dass das Bauchmark von Anneliden zuweilen noch aus gleichartigen Längsstämmen ohne segmentale Knoten besteht, und dass die Parapodien deutliche Ganglien enthalten, die mit dem Bauchmark verbunden sind.

Hiernach ist die Übereinstimmung mit dem Nervensystem der Solenogastren recht bedeutend: die Cerebralganglien sind vollkommen ähnlich, wenn man von den Komplikationen durch die Cirren bei Anneliden absieht, die beiden seitlichen Stränge des Bauchmarks und die sensitive Flimmerrinne sind ganz übereinstimmend, ferner halte ich es für wahrscheinlich, dass mit der Zertheilung des seitlichen Körperrandes in die Parapodien auch die ursprünglich vorhandenen lateralen Längsstämme in einzelne Parapodialganglien zerfallen sind, womit die Entwicklungsgeschichte (31) recht gut übereinstimmt; endlich hängen die Buccalganglien hinten zwischen Schlund und Kiefer- bezüglich Radulasack zusammen, freilich kommt dazu bei Euniciden noch die vordere Kommissur, welche der von Chitonen auffallend ähnlich, aber trotzdem wahrscheinlich nicht eigentlich homolog, sondern nur in analoger Weise gebildet ist.

Bei dieser Übereinstimmung ist wohl ein Zweifel an der vollkommenen Homologie des Nervensystems von Solenogastren und Polychäten ausgeschlossen; die vordere Buccalkommissur, der Zerfall der Seitenstränge und die Bauchmarkknoten der meisten Anneliden stellen gegenüber den Solenogastren den höheren Zustand dar. Die Annäherung an das Epithel dürfte wie bei Nematoden ein sekundäres Verhalten sein.

Pruvot (40) und Pelseneer (35) haben auf die Ähnlichkeit der Zähne von Euniciden mit Radulazähnen hingewiesen, Ersterer besonders die bei Solenogastren wiederholt beobachteten zwei Zahnreihen mit denen von *Halla* verglichen; Pelseneer hat auch das Buccalnervensystem von *Lysidice* und *Chiton* verglichen. Da ich vermuthe, dass Pelseneer's Angabe über den Zusammenhang der Lippennerven mit den Buccalkonnektiven irrthümlich ist, scheint mir die Art der Verbindung der Buccalganglien mit den Cerebralganglien von Euniciden mehr dem Verhalten bei Solenogastren ähnlich zu sein. Auch mir waren diese Ähnlichkeiten schon längst aufgefallen, besonders die Lage der hinteren Buccalkommissur zwischen Schlund und Pharynx (= Radulascheide), und darum habe ich den Pharynx von *Diopatra* auf Schnitten untersucht, um die Wahrscheinlichkeit einer Homologie mit dem Radulaapparat der Mollusken feststellen zu können.

Die beiden vor der Mundöffnung gelegenen Palpen, die mit einem hohen, drüsigen Epithel bekleidet sind, nähern sich nach hinten einander bis zur Berührung (Fig. 156), so dass sie wie ein paar seitliche Lippen den vorderen spaltförmigen Eingang in den Mund begrenzen. Während dann hinter und seitlich von ihnen ein zweites Paar von Wülsten auftritt (Fig. 157 *li*), zieht sich die Fortsetzung der Palpen (*lr*) allmählich ins Innere hinauf und setzt sich durch einen Einschnitt vom dorsalen Theil *oe*, dessen Epithel Drüsenzellen enthält, ab (Fig. 157). Alsdann schließt sich die Mundöffnung durch die mit drüsigem Epithel bekleidete Unterlippe und über dieser tritt jederseits eine seitliche Falte auf, welche an ihrer Kante sich mit einer starken Cuticularbildung, dem »Unterkiefer«, bedeckt (Fig. 158 *mx*). Die Fortsetzung der Palpen (Fig. 158 *lr*) hat sich schon vorher an ihrer mittleren und dorsalen Seite mit einer Cuticula bedeckt, die durch Faltenbildung mit mehreren zahnartigen Spitzen dorsalwärts vorspringt: der »Oberkiefer«, und darüber haben sich zwei Falten (Fig. 158 *ls*) entwickelt, deren dorsales Epithel zu zahlreichen Papillen geordnet ist. Es sind also zwischen Unterlippe und Ösophagealtheil jederseits vier Falten vorhanden, deren unterste den Unterkiefer und deren dritte — von unten gezählt — den Oberkiefer trägt, so dass dieser sowohl vom Ösophagealtheil als auch vom Unterkiefer durch je ein Faltenpaar getrennt ist. Unter dem dorsalen Epithel der Unterlippe liegt ein mittlerer Streifen einer drüsigen Zellenmasse (Fig. 158 *g*).

Die Unterkieferfalten verwachsen dann mit einander, während die Hälften des Unterkiefers ihrem dorsalen Epithel anliegen; der durch die Verwachsung entstehende ventrale Spalt verschwindet bald. Weiterhin werden die Falten zwischen den beiden Kieferpaaren kleiner und der Unterkiefer nähert sich dem oberen; der Ösophagealtheil wird durch eine über den papillösen Falten auftretende Querfalte vom Kiefersack getrennt und die letzteren verschwinden bald dahinter. Der Unterkiefer hört auf und der Hohlraum, in dem er liegt, setzt sich nach hinten dann noch weiter fort. Die Oberkiefer laufen hinten in zwei Cuticulaplatten aus, welche durch eine wahrscheinlich sekundäre, dünnere Brücke verbunden sind (Fig. 159). Diese hinteren blinden Enden der Kiefersäcke sind von einer starken Muskulatur umgeben. Auch der Ösophagus ist besonders seitlich von einer sehr starken Muskulatur umgeben, wodurch sein Lumen **X**-förmig gestaltet wird; schließlich geht er in den seitlich zusammengedrückten Mitteldarm über, dessen weiterhin auftretende segmentale Säcke ich in Fig. 161 abgebildet habe.

Zum Vergleich will ich noch kurz angeben, wie sich der Vorderdarm eines von mir untersuchten *Saccocirrus* verhält.

Die Mundöffnung wird seitlich von zwei wenig nach außen vorspringenden Wülsten (Fig. 164 *palp*) begrenzt, die sich eine kurze Strecke zwischen dem Ösophagealtheil *oe* und einer ziemlich weiten darunter liegenden Höhle in die Mundhöhle hinauf ziehen (Fig. 165), um dann zu verschwinden (Fig. 166). Die ventrale Höhle hört weiterhin auch bald auf und hinter ihr vereinigen sich die beiden Äste des Buccalnervensystems. Der Ösophagus hat dahinter einen dreistrahligen Hohlraum, die beiden dorsalen Schenkel sind am Ende gegabelt; die Ähnlichkeit mit dem dreikantigen Schlunde von Hirudineen, Nematoden und Gastrotrichen ist aber wohl nur zufällig. Die Wülste neben dem Mundeingange halte ich für homolog mit den Oberkieferfalten nebst den Palpen von *Diopatra*, die ventrale Höhle für ein Äquivalent der Kiefersäcke. Vielleicht sind hier die chitinösen Oberkiefer rückgebildet.

Hiernach scheint es mir ziemlich klar zu sein, dass die Palpen von Euniciden nur eine sekundäre Aufwulstung der vorderen Lippen darstellen, die in Zusammenhang mit den Oberkieferwülsten stehen können; mit den Primärtentakeln haben sie gar nichts zu thun.

Was nun die Frage nach einer Homologie der Kiefer von Euniciden mit der Radula von Mollusken anlangt, so ist zu betonen, dass eine echte Molluskenradula mit ihrer Zusammensetzung aus einer Grundmembran und den Platten (Fig. 82) und mit den Knorpeln dem Kieferapparat der Euniciden direkt kaum zu vergleichen ist, indessen halte ich es für nicht unwahrscheinlich, dass beide von einer gemeinsamen Ausgangsform herzuleiten sind, wie sie sich etwa bei Solenogastren findet. Hier ist die Radula nicht selten zweireihig; zwar sind die Zähne hier solid, bei Euniciden im Oberkiefer meistens hohl, doch beweist das Vorkommen solider Kieferzähne bei *Oligognathus bonelliae* Spengel zur Genüge, dass hierin kein principieller Unterschied liegt. Die Zähnchen der Solenogastren sind gleichartig, die von Euniciden in jeder Längsreihe sekundär differenzirt, während sie bei Mollusken sich in den Querreihen differenziren.

Ich halte nur eine Homologie des Oberkiefers mit der Radula von Solenogastren für möglich, dann ist aber einer Erklärung bedürftig, was der Unterkiefer zu bedeuten hat, da er doch in der Ventralseite des Pharynx liegt, ähnlich der Radula. Man wird wohl annehmen können, dass die beiden Zahnreihen sich in ihrer ursprünglich ventralen Lage allmählich je auf einer Längsfalte erhoben, damit sie besser gegen einander beweglich wurden. Dadurch entstand zwischen ihnen eine mittlere Rinne und diese dürfte sich weiterhin auf Kosten der ursprünglichen Mundhöhle stark vergrößert haben, wodurch die beiden Kieferwülste sich dorsalwärts emporschoben. In dieser ventralen Höhle ist schließlich sekundär der Unterkiefer entstanden, der zwar nicht nach der Lage, aber nach seiner Struktur und seiner sekundären Entstehung dem Kiefer von Mollusken vergleichbar ist.

Nach der Verbreitung, welche dieser ventrale Pharynx bei Polychäten hat, kann man ihn recht wohl für ein ursprüngliches Gebilde halten, denn er findet sich außer bei den genannten Gruppen auch sonst noch mehr oder weniger deutlich ausgebildet.

Vergleicht man hiernach den Darmtractus von Solenogastren und Polychäten (Euniciden), so ist der Hauptunterschied die starke Entwicklung des Kieferapparates bei letzteren, dadurch ist ähnlich wie bei Mollusken der Pharynx auf Kosten des vorderen Abschnittes sehr vergrößert, die Radula würde dem Oberkiefer entsprechen, über dessen blindsackförmigem Hinterende die Buccalkommissur verläuft. Das blindsackförmige Vorderende des Mitteldarmes kann bei Polychäten (*Ophryotrocha*, Larvenstadium von Capitelliden) noch angedeutet sein; die seitlichen Blindsäcke fehlen häufig (*Protodrilus*, *Ophryotrocha*), zuweilen wohl in Zusammenhang mit der Kleinheit der Thiere, oder der Mitteldarm kann sich in anderer Weise sekundär umgestalten.

Nach dem, was ich vorher über die Segmentalorgane der Anneliden gesagt, giebt es bei Mollusken kein Homologon derselben, da deren Nieren nichts mit Protonephridien gemeinsam haben, sondern aus den Ausführungsgängen der Gonaden entstanden sind. Auch die »Leibeshöhle« von Cephalopoden ist der von Anneliden nicht homolog.

Die Gonaden von Anneliden haben ihre Ausführungsgänge verloren, offenbar dadurch, dass sie in Folge einer Resorption oder Zerreißung der trennenden Wand in die Leibeshöhle geriethen und dadurch den Zusammenhang mit den Ausführungsgängen verloren, so dass diese funktionslos wurden. Wie bei den nächstverwandten Thiergruppen mögen diese am Hinterende ausmündende Längsgänge gewesen sein. Aus diesem Grunde sei auf die von ULJANIN (s. diese Zeitschr., Bd. 28 p. 389—392) gemachte Angabe hingewiesen, dass bei *Protodrilus flavocapitatus* die Eier »durch eine besondere an der Bauchseite des letzten Körpersegmentes befindliche Öffnung« nach außen treten. Es wäre wichtig, das näher zu untersuchen. Die Zwittrigkeit von *Protodrilus*-Arten und mancher Exemplare von *Ophryotrocha* erinnert an die von Solenogastren.

Zum Vergleich mit den von mir für das Urmollusk angenommenen paarigen Aorten ist es sehr interessant, dass solche auch bei Euniciden erhalten sind. Sie liegen bei *Diopatra* (Fig. 160 und 162) vorn zwischen den dorsalen Längsmuskeln und dem Darm, umgeben von einem lockeren Bindegewebe, weiter hinten mehr dorsal neben dem Mesenterium. Hier sind sie nur an den Dissepimenten muskulös, so dass das Blut die segmentalen muskelfreien Theile bei den konservirten Thieren aufgetrieben hat (Fig. 163); zwischen diesen sind quere Verbindungen vorhanden und in jedem Segment jedenfalls eine Klappe am Anfang des muskulösen Abschnittes. Die kontraktilen Theile sind von zahlreichen Ringmuskelfasern umgeben und von einem deutlichen Endothel bekleidet (Fig. 162). Die kontraktilen »Bulbillen« liegen seitlich vom Darm und treiben das aus dem ventralen Längsgefäß kommende Blut in je ein seitwärts gerichtetes Gefäß, dessen Hauptast schräg nach außen am dorsalen Längsmuskel vorbei zur Kieme verläuft, von wo es durch ein unter diesem Muskel hinziehendes Gefäß zum dorsalen Längsgefäß gelangt. Das von der Bulbille entspringende Gefäß wird jedenfalls hauptsächlich vom Dissepiment in seiner Lage erhalten.

Hiernach sind die Polychäten jedenfalls mit der Zwischenform zwischen Turbellarien und Solenogastren ziemlich nahe verwandt. Nur durch die theilweise erhaltene Flimmerung der Oberhaut stehen sie den ersteren etwas näher als die letzteren, im Übrigen sind sie mehr oder weniger höher differenzirt als die Solenogastren, besonders durch die äußere Segmentirung, den Zerfall der Seitenfalten in die segmentalen Parapodien, die Verlängerung der Borsten nach innen, die Rückbildung der Diagonalmuskeln und die Koncentration und Verstärkung der Längsmuskeln, den Zerfall der lateralen Nervenstränge in segmentale Ganglien, die starke Ausbildung der Kiefer, die Rückbildung des vorderen Fortsatzes am Mitteldarm, die Ausbildung einer weiten, vom Hämocöl getrennten Leibeshöhle und segmentaler Nephridien, den Verlust der Ausführungsgänge der Keimdrüsen und die Ausbildung ventraler und quer verlaufender Blutgefäße. Jedenfalls kann gar nicht die Rede davon sein, dass die Solenogastren von Anneliden ableitbar sind, da diese theils bedeutend höher als jene stehen, theils eine ganz abweichende Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben.

Schließlich nun noch einige Worte über zwei kleine Würmergruppen, die wohl unstreitig die nächsten Verwandten der Anneliden sind: die Gordiiden und Dinophiliden.

Die ersteren sind freilich in manchen Organen durch den Parasitismus modificirt, besonders im Darmtractus und in dem Blutgefäßsystem, haben auch die Nephridien verloren, indessen ist besonders das Nervensystem mit dem Schlundringe und dem dreitheiligen Bauchmark dem von »Archianneliden« so vollkommen ähnlich, dass es nur als Zeichen naher Verwandtschaft gedeutet werden kann. Nach Vejdovský zeigt das Bauchmark in regelmäßigen Abständen Andeutungen von Querkommissuren. Wie bei Archianneliden ist nur die Längsmuskulatur erhalten.

Besonders wichtig sind mir die Geschlechtsorgane, denn sie zeigen, obwohl ich sie bei den obigen Erörterungen gar nicht berücksichtigt habe, ein solches Verhalten, wie es zu dem der Anneliden nach meiner Auffassung hinführt. Die weiblichen Organe sind denen von Solenogastren ganz auffallend ähnlich: zwei Längsgänge (Uteri) mit zahlreichen Ovarien ganz wie bei *Neomenia*, auch eben so wie hier über dem Darm gelegen, hinten zwei Oviducte, welche in ein drüsiges, vorn zweilappiges Atrium münden, entsprechend der Schalendrüse der Solenogastren, daran vorn ein medianes Receptaculum seminis, als Fortsatz des Atriums, schließlich die Ausmündung in eine Kloake, die nach Ansicht Vejdovský's eben so wie das Atrium, das Receptaculum seminis, und vielleicht ein Theil der Eileiter eine ektodermale Bildung ist, wie ich es auch von der Kloake und Schalendrüse, allerdings nicht vom Receptaculum seminis der Solenogastren annehme.

Auf der andern Seite führt nun aber das Verhalten der Keimstoffe zu Anneliden hinüber, indem sie in solcher Menge erzeugt werden, dass sie in den Uteri keinen Raum mehr haben und nach Erfüllung derselben durch die Wand der Ovarien theilweise in die Leibeshöhle fallen. Ob sie hier degeneriren oder irgendwie abgelegt werden, konnte Vejdovský nicht feststellen.

Daraus ist nun das Verhalten bei Anneliden abzuleiten, indem die Keimstoffe schon frühzeitig in die Leibeshöhle gelangten und die Ausführungsgänge der Rückbildung anheimfielen. Die Leibeshöhle ist zunächst ganz von einem zelligen Gewebe erfüllt, das vor Eintritt der Geschlechtsreife resorbirt wird und von Vejdovský wohl zutreffend den Lymphzellen der Annulaten verglichen wird, während es andererseits dem Parenchym der Turbellarien entspricht. Bei meiner Auffassung der Leibeshöhle von Anneliden ist es für die Homologie mit derjenigen der Gordiiden von geringem Belang, ob hier ein zusammenhängender Zellbelag vorhanden ist oder nicht.

Auch *Dinophilus* zeigt interessante Beziehungen zu den Anneliden; besonders wichtig scheint mir der Zerfall der Protonephridien in segmentale Stücke und der ventrale Pharynx ohne Kieferbildungen zu sein, beide Organe dürften denen der Anneliden entschieden homolog sein. Andererseits finden wir hier wichtige Reste des Turbellarienorganismus, so den Hautmuskelschlauch mit Ring-, Diagonal- und Längsfasern, ein vacuolenhaltiges Parenchym, das um den Mitteldarm eine größere Höhlung, welche dem Darmsinus der Anneliden entspricht, frei lässt, sodann Kopfdrüsen und stäbchenförmige Organe in der Haut. Die Leibeshöhle ist ein Hämocöl und hängt mit den Keimdrüsen nicht zusammen.

Wie bei *Protodrilus* und *Ophryotrocha* ist der Körper von mehreren Wimperkränzen umgeben und die Bauchfläche ist bewimpert wie bei Gastrotrichen. Das ventrale Nervensystem ist schon in fünf den Protonephridien entsprechende Knotenpaare differenzirt, deren jedes durch eine Kommissur zusammenhängt. Die Keimdrüsen sind nicht segmental; es sind zwei Paare von Ovarien vorhanden und eine ventrale, jedenfalls aus der Verschmelzung der beiden Uteri entstandene Höhle, in welche die reifen Eier gelangen; ob diese durch eine paarige oder medioventrale Öffnung abgelegt werden, erscheint zweifelhaft; die Begattungsfähigkeit scheint mir für letztere zu sprechen, die auch dem Verhalten bei Turbellarien, Gordiiden und Solenogastren ähnlicher wäre. Dass die männlichen Ausführungsgänge aus Protonephridien entstanden sein sollen, ist mir unwahrscheinlich, da nach meiner Auffassung die Hoden nichts mit der Leibeshöhle gemeinsam haben; warum soll das eine Paar der Nephridien im Männchen nicht einfach rückgebildet sein?

So sind hier neben zahlreichen Zügen, welche der Zwischenform zwischen Turbellarien und Anneliden zukamen, einige eigene Erwerbungen vorhanden, wie besonders die deutlichen Ganglienknoten, die Ausbildung der Geschlechtsorgane und der Dimorphismus der Geschlechter. Durch den letzteren nähern sie sich etwas den Rotatorien, welche eben so wie die Gastrotrichen sich von einer Form abgezweigt haben, die von den Dinophiliden nur in wenigen Organen, besonders den ventralen Nervensträngen und den Protonephridien, verschieden war, indem diese noch unsegmentirt gewesen sind.

Die Phylogenie des Molluskenstammes.

Nachdem ich bisher fast ausschließlich auf Grund der vergleichenden Anatomie der geschlechtsreifen Thiere die Verwandtschaftsbeziehungen der Mollusken und der ihnen verwandten Würmergruppen analytisch untersucht habe, will ich nun synthetisch den phyletischen Entwicklungsgang derselben darzustellen versuchen und dabei, so weit es mir erforderlich scheint, auch ihre Ontogenie berücksichtigen. Mit diesem Kapitel gebe ich auch eine Zusammenfassung der Ergebnisse.

Wie ich schon früher angegeben habe (49, p. 501), halte ich auch jetzt die einfachsten Ctenophoren aus dem Kreise der Cydippiden für diejenigen Metazoen, die sich am direktesten aus den durch Thätigkeit von Cilien schwimmenden Urmetazoen entwickelt haben; die Cydippiden sind dasjenige phyletische Stadium, das den Flimmerlarven der höheren Thiere entspricht.

Sowohl die Cnidarier, als auch die Spongien haben sich frühzeitig durch Annahme der festsitzenden Lebensweise von ähnlichen Thierformen abgezweigt und kommen als Vorfahren der Bilateralthiere nicht in Betracht.

Durch Annahme einer kriechenden Lebensweise, in ganz ähnlicher Weise wie *Coeloplana* und *Ctenoplana*, sind aus den schwimmenden Ctenophoren die Turbellarien hervorgegangen. Von ihnen sind die Acölen jedenfalls schon frühzeitig abgezweigt und haben durch die eigenthümliche Degeneration der inneren Gewebe, insbesondere des Darmes, vermuthlich in Folge der Vergesellschaftung mit Algen, sich vom Hauptstamme der Turbellarien, der zu den höheren Thieren hinführt, entfernt. Ich kann nicht zugeben, dass die Acölie ein primitiver Zustand ist, sondern erkläre sie für eine Rückbildungserscheinung ähnlich wie bei den Cestoden; dem Parasitismus der letzteren entspricht die Verbindung der Acölen mit den Zoochlorellen, welche die Aufnahme von Nahrung mehr oder weniger überflüssig machten und so zur Rückbildung des Darmes führten.

Den Hauptstamm der zu höheren Thieren hinführenden Turbellarien dürften die Polycladen darstellen, von denen sich wohl alle übrigen Platoden, auf die ich nicht eingehe, werden ableiten lassen. Jedenfalls zeigen sie sowohl nach unten zu den Ctenophoren, als auch nach oben zu den anderen Würmern die nächsten Beziehungen.

Die Rhabdocölen dürften eher durch eine parallele Entwicklung aus ähnlichen Stammformen manche Analogieen mit höheren Würmern angenommen haben, wie ich es auch von den Nemertinen annehme, welche besonders durch ihren Rüssel und durch die zahlreichen Ausführungsgänge der Keimdrüsen eine isolirte Stellung einnehmen, doch mögen sie mit den höheren Würmern eine gemeinsame Ausgangsform gehabt haben, welche schon einen After und zwei Blutgefäße besaß.

In systematischer Hinsicht möchte ich die Plathelminthen nicht mit den Cölenteraten vereinigen, da sie von diesen durch die kriechende Lebensweise, den Hautmuskelschlauch, die Protonephridien und die Ausführungsgänge der Keimdrüsen unterschieden sind und hierin sich den anderen Würmern anschließen.

Aus Turbellarien hat sich nun weiter jene Gruppe von Würmern entwickelt, welche die Gastrotrichen und Rotatorien, die Dinophiliden und Gordiiden, die Nematoden und Anneliden, endlich die Solenogastren umfasst. Sie alle besitzen mehr oder weniger deutliche Kennzeichen, welche auf eine Abstammung von Turbellarien hinweisen. Kennzeichen einer ursprünglich flachen Körperform sind die dorsalen Cuticulargebilde, welche die Gastrotrichen sowie die gemeinsame Stammform der Solenogastren und Mollusken besitzen, sodann die Lateralstränge der letzteren. Ferner ist der Hautmuskelschlauch der Solenogastren und Dinophiliden, der Vorderdarm und der vordere Blindsack des Mitteldarmes der ersteren, die seitlichen Darmtaschen derselben und der Anneliden, die Nephridien der Gastrotrichen, Rotatorien, Dinophiliden und Anneliden und manches Andere Grund genug, um eine Verwandtschaft mit Turbellarien anzunehmen.

Indessen kann man sie alle von einer ausgestorbenen Form herleiten, welche durch den Besitz eines Afters, eines zusammenhängenden Hohlraumes um den Mitteldarm, durch Cuticularisirung des dorsalen Epithels, wenn auch wahrscheinlich nicht in ganzer Ausdehnung, und vermuthlich durch Stachelbildungen, besonders an den Seiten des

Körpers, durch ein paar drüsige Zacken am Hinterende, vielleicht auch durch den Besitz zweier Längsgefäße, die in einigen der genannten Gruppen rückgebildet sein könnten, sich über den Kreis der Turbellarien erhoben hatte.

Im Ganzen scheinen mir die Dinophiliden noch am meisten den Turbellarien nahe zu stehen durch die nicht nur ventral, sondern auch in dorsalen Reifen erhaltene Flimmerung der Haut, durch die Kopfdrüsen und stäbchenförmigen Organe, durch den Hautmuskelschlauch und das theilweise vorhandene Parenchym, sowie durch die Protonephridien, welche andererseits durch ihre Segmentirung zu den Anneliden hinführen. Sicherlich können die Dinophiliden systematisch weder mit Anneliden noch mit einer anderen Würmergruppe vereinigt werden, da sie von jeder so verschieden sind, dass sie ihnen als gleichwerthige Gruppe an die Seite gestellt werden müssen. Ihre nächsten Verwandten dürften — wenn ich von den eigenthümlichen Histriobdelliden absehe, deren Stellung noch etwas unsicher ist — die Gastrotrichen sein, welche durch weitere Cuticularisirung, durch Rückbildung des Hautmuskelschlauches und des ventralen Nervensystems höher, durch die einfachen Nephridien dagegen tiefer stehen. Ihnen schließen sich die ursprünglich vermuthlich festsitzenden Rotatorien an, welche besonders durch den lang ausgezogenen Fuß und das meist retraktile Räderorgan weiter entwickelt sind und zu denen als extreme Formen die kugelförmig aufgequollene *Trochosphaera* und die mit sechs Fortsätzen versehene *Hexarthra* gehören.

Mehr isolirt stehen die Nematoden da, zeigen aber in ihren Organen deutliche Hinweise auf eine Abstammung von Turbellarien, besonders im Nervensystem, und auf eine Verwandtschaft mit einigen anderen der hier besprochenen Würmergruppen.

Den Anneliden stehen am nächsten die Gordiiden, besonders durch ihr Nervensystem und durch die Beziehung der Keimstoffe zur Leibeshöhle, während sie in anderer Hinsicht durch den Parasitismus rückgebildet sind.

Diesen beiden Gruppen ist nächstverwandt die Ausgangsform der Solenogastren und Mollusken, aus welcher die ersteren durch Abrundung des Leibes und einige damit mittelbar und unmittelbar zusammenhängende Veränderungen: die ventrale Fortsetzung der Cuticula, Einziehung des vorderen Atriums und der Analgegend, Zusammenrücken der Keimdrüsen und Verschmelzung der Pericardien und Längsgefäße hervorgegangen sind. Besonders auffällig ist die große Ähnlichkeit des weiblichen Geschlechtsapparates der Gordiiden mit dem der Solenogastren. Auch sonst stehen diese mit ihrer ganzen Organisation vollkommen im Kreise der Würmer, der Hautmuskelschlauch hat noch ganz das Verhalten der Turbellarien beibehalten, die Cuticula um den ganzen Leib herum ist ein Merkmal von Würmern, nicht von Mollusken, das Nervensystem entspricht aufs beste dem anderer Würmer, bei denen nur häufig die Lateralstränge rückgebildet sind, der Darmtractus ist durchaus der von Würmern und von dem der Mollusken außerordentlich verschieden, das — ursprünglich paarige — Dorsalgefäß ist eben sowohl den Würmern (Anneliden) als den Mollusken eigen. Während ursprünglich die Längsgänge, in welche die Keimdrüsen sich entleerten, in ganzer Länge erweitert waren und als Uteri fungirten, sind sie bei *Neomenia* vorn verengt und fungiren nur im hinteren Theile als Uterus; das Verhalten der Ausführungsgänge mit der Schalendrüse und mit einem solchen Kopulationsapparat, wie ihn *Neomenia* besitzt, ist durchaus das von Würmern, nicht von Mollusken, bei denen diese Gänge vielmehr in Nieren umgebildet sind, während der Uterus durch Abtrennung vom Geschlechtsapparat seine ursprüngliche Bedeutung verloren und nur seine sekundäre als Pericardium beibehalten hat. Es ist meines Erachtens völlig verfehlt, alle diese Übereinstimmungen zu leugnen und die Solenogastren für sekundär modificirte, von echten Mollusken herzuleitende Thiere zu erklären, wie es besonders PELSENEER und WIRÉN gethan haben, denen andere Zoologen gefolgt sind.

Erst über die Solenogastren hinaus ist der Schritt in den Formenkreis der Mollusken hinein geschehen durch Ausbildung eines Fußes und einer Kalkschale, eines Labialringes, einer zusammenhängenden Radula und einer paarigen Knorpelmasse darunter, sowie eines subradularen Sinnesorgans, eines Kropfes, des Magens mit der Leber und des gewundenen, engen Enddarmes, durch Abtrennung des Pericardiums von der getrennt geschlechtlichen Keimdrüse und Umbildung der Geschlechtsgänge in die Nieren.

Von dem noch schalenlosen »Urmollusk« haben sich zunächst die Chitonen abgezweigt und ihre besonderen Eigenthümlichkeiten erworben, so die achttheilige Schale mit den Ästheten, die Kante und die ringförmige Ausbildung des Notäums, die Ausbildung zahlreicher lateraler Kiemen, die eigenartige Umbildung der Radula und die Entwicklung von Gasblasen in den Knorpeln, die Verschmelzung der beiden Keimdrüsen und eben so der Pericardien mit einander, und die Ausbildung besonderer Ausführungsgänge, die völlig von den Nieren getrennt sind.

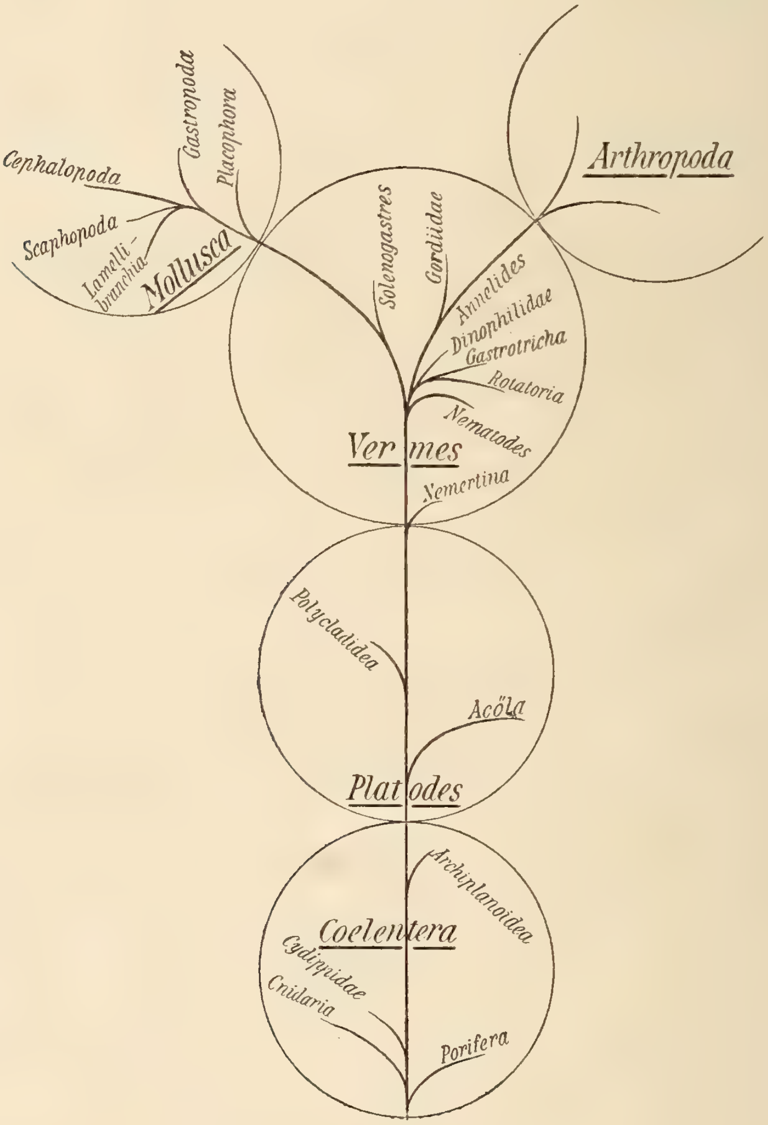
Andererseits entstand die »Urconchifere« durch Ausbildung einer einheitlichen, hinten gespaltenen, am Rande überstehenden, flachen Schale mit den Mantelfalten, eines Paares von Kiemen mit Osphradien neben dem After, durch Rückbildung des dorsalen Hautmuskelschlauches, Entwicklung hinterer Mantelarterien als Zweige der Aorten, Entstehung zweier Otokrypten, Ausbildung zahlreicher Tentakel am Seitenrande, durch Ausbildung eines Kiefers vor der Radula, endlich durch Entstehung der Visceralkommissur.

Von dieser Urconchifere sind sämmtliche Mollusken mit Ausnahme der Chitonen herzuleiten. Am nächsten stehen ihr die ältesten Gastropoden, nur sie haben noch den primitiven Kriechfuß, das strickleiterförmige Nervensystem und den seitlichen Körperrand (Epipodium) beibehalten, dagegen haben sie, während sich ihre Schale aufthürmte, ihre rechte Keimdrüse verloren, und die hierdurch veranlasste Asymmetrie führte zunächst zur Ausbildung der Spiralschale und dann durch deren Übergewicht nach der linken Seite zu ihrer Umdrehung gegen den Fuß, wie ich das (57, 58) aus einander gesetzt habe, weiterhin zur Rückbildung der nunmehr rechten Kieme und der rechten Niere, sowie zu weiterer Asymmetrie der Leber, der Muskulatur etc. Auf die übrigen Umbildungen bei höheren Gastropoden will ich nicht eingehen, sie sind zum Theil denjenigen analog, die sich in den anderen Molluskenklassen abgespielt haben.

Die Scaphopoden haben den Schlundring mit dem Subradularorgan beibehalten, aber im Übrigen ist ihr Nervensystem durch Ausbildung knotenförmiger Pedalganglien, Vereinigung der Pleural- und Cerebralganglien und Rückbildung des Epipodiums ähnlich verändert wie bei höheren Gastropoden und den Lamellibranchien, ihre Schale ist ventral zu einem Rohr geschlossen, der Fuß hat sich mit der Sohle nach vorn gerichtet und lang ausgezogen, die Kiemen sind verschwunden und das Blutgefäßsystem rudimentär geworden.

Auch die ältesten Lamellibranchien haben einige Merkmale der Urconchifere beibehalten, so die vollkommene Paarigkeit der Urogenitalorgane und des Herzens, die gerade Dorsallinie, die Lage der Kiemen, die Otokrypten, während sie durch die Zertheilung der Schale, die starke Verbreiterung der Mantel- und Schalenränder, die Rückbildung des Kopfes und des ektodermalen Vorderdarmes nebst der Labialkommissur und den Buccalganglien, die Umbildung des Fußes, die Entwicklung der Schalenschließmuskeln sich abweichend differenzirt haben.

Am höchsten haben sich die Cephalopoden entwickelt, hauptsächlich durch die Ausbildung der lufterfüllten, gekammerten Schale, Umbildung des Kriechfußes in den Trichter und Verkürzung der Ventrallinie, verbunden mit einer dorsalen Aufwölbung, Entwicklung der Greifarme, starke Koncentration des Nervensystems, Erweiterung des Pericardiums und Verschmelzung desselben mit der Keimdrüsenhöhle, endlich durch den Dotterreichthum der Eier.


Gastropoda
Placophora
Cephalopoda
Scaphopoda
Lamelli-branchia
Mollusca
Solenogastres
Gordiidae
Arthropoda
Annelides
Dinophilidae
Gastrotricha
Rotatoria
Nematodes
Ver mes
Nemertina
Polycladidea
Acöla
Plat odes
Archiplanoidea
Coelen tera
Cydippidae
Cnidaria
Porifera

Sehr interessant ist es, durch all diese Thiergruppen die Umbildungen der Organe zu verfolgen.

Der primitive lokomotorische Apparat wird durch die Cilien der Oberfläche dargestellt, so finden wir es schon bei volvoxartigen Flagellatenkolonien, welche vermuthlich den Übergang von den Protozoen zu den Metazoen vermitteln. Wie bei ihnen dient der Cilienapparat auch bei den Ctenophoren zur Schwimmbewegung, ist aber bei ihnen durch Entwicklung der »Rippen« weiter differenzirt. Bei den »Archiplanoidea« übernimmt er alsdann eine Fortbewegung auf dem Boden und behält diese Aufgabe bei den Turbellarien, Nemertinen, Gastrotrichen, und wahrscheinlich bei Dinophiliden, bei *Protodrilus* und bei vielen Solenogastren. Dagegen halte ich den meist retraktilen Strudelapparat der Rotatorien zunächst für ein Zuleitungsorgan der Nahrungstheile, ähnlich wie bei Lamellibranchien, und erst sekundär für ein Lokomotionsorgan nach Art der Ctenophorenrippen; eine Homologie mit diesen ist ausgeschlossen. Wie die Ctenophoren schwimmen auch die Flimmerlarven verschiedener höherer Thiere, so besonders die Trochophora; ihren Wimperapparat kann man vielleicht als homolog mit dem der Ctenophoren ansehen trotz verschiedener Anordnung der Bänder, denn auch bei Ctenophoren haben diese ja recht verschiedenen Verlauf.

Demnach sind die Metazoen ursprünglich mit einem Flimmerepithel bekleidet. Erst oberhalb der Turbellarien wird dieses theilweise oder gänzlich durch ein cuticularisirtes Epithel ersetzt, das den Körper besser gegen ungünstige äußere Einflüsse schützt, und aus dieser Cuticula kann sich eine Kalkschale entwickeln.

Die Cuticula ist durch eine Verstärkung des die Cilien tragenden Häutchens entstanden, nicht ein Drüsensekret, wie man an theilweise bewimperten Thieren feststellen kann.

Schon bei Turbellarien können stachelartige Gebilde von einzelnen Epithelzellen erzeugt werden, wie bei *Enantia* am Körperrande. Solche Stacheln finden sich bei mehreren höheren Würmergruppen, wie bei Gastrotrichen, Anneliden, Solenogastren und bei Chitonen.

Die primitive Körperform ist die einer Kugel, so bei *Volvox* und Cydippiden; beim Übergang zur kriechenden Lebensweise geht daraus eine Scheibe hervor, so bei den primitiven Turbellarien. Diese rundliche Scheibe streckt sich allmählich in der Bewegungsrichtung, so entstehen die bandförmigen höheren Turbellarien und Nemertinen, endlich rundet sich das Band ab zu einer Walze oder Schnur, so bei Nematoden, Gordiiden, Anneliden, Solenogastren. Andererseits entstehen Fortsatzbildungen, so die beiden drüsigen Endzacken der Gastrotrichen, die sich bei Gordiiden und *Protodrilus* wiederfinden und zum »Fuß« der Rotatorien und der hinteren Spitze der Nematoden hinführen. Auf die Fortsätze mancher Rotatorien will ich nicht eingehen und die sensibeln Anhänge bei den Sinnesorganen erörtern. Die Parapodien der Polychäten halte ich nicht für Auswüchse sekundärer Art, sondern für Reste der Seitentheile eines ursprünglich bandförmigen Körpers, ähnlich dem Notäum der Chitonen und dem Epipodium von Gastropoden, während der Molluskenmantel zu den

Fortsatzbildungen gehört. Als solche sind auch die Kiemen anzusehen, die bei Euniciden und bei Chitonen im Bereich der Seitenlinie, bei Conchiferen am Mantel gelegen sind. Die der Solenogastren sind ursprünglich radiäre Fältchen der Analgegend, sekundär bei *Chaetoderma* zwei gefiederte Gebilde.

Bei Mollusken wird der ursprünglich kurz bandförmige Körper durch den muskulösen Fuß massig, und weiterhin zeigt sich immer mehr das Bestreben nach einer Verkürzung und Aufthürmung, die bei manchen Gastropoden (z. B. *Turritella*) ihr Maximum erreicht; doch fehlt es auch nicht an Umwandlungen anderer Art, von denen ich nur auf die ganz turbellarienähnliche *Limapontia* hinweise.

Bei den primitiven Ctenophoren wird eine Muskulatur nur zu geringen Formveränderungen und zu Bewegungen der Senkfäden und des Schlundes benutzt. Auch bei den Turbellarien und den anderen Würmern, die sich durch ventrale Cilien fortbewegen, ist die Muskulatur noch kaum als Lokomotionsorgan in Verwendung, mehr zum Wenden, zu Tastbewegungen u. dergl. Erst allmählich wird dann die Muskulatur zum einzigen Bewegungsapparat, ursprünglich zum Kriechen, dann aber auch zum Schwimmen verwendet.

Der Hautmuskelschlauch wird zuerst bei scheibenförmigen Thieren ausgebildet, dadurch erklärt sich die Entwicklung von vier Faserrichtungen, die Anfangs wohl ziemlich gleichwerthig gewesen ist, während mit der Streckung die Diagonalfasern an Bedeutung gegenüber den Ringfasern und besonders den Längsfasern verlieren und zur Rückbildung neigen, wie es bei den höheren Würmern sehr deutlich hervortritt.

Die Transversalmuskulatur ist schon bei Ctenophoren angedeutet und bei Turbellarien verstärkt. Sie erhält durch die Darmäste eine gleichmäßigere Anordnung und bildet dadurch meiner Ansicht nach die erste und wichtigste Veranlassung zu einer mehr oder weniger weitgehenden Metamerie.

Mit der Umbildung des Mitteldarmes kann auch eine Umbildung dieser Transversalmuskulatur Hand in Hand gehen, so besonders bei Mollusken (Lamellibranchien), wo dem langen Hinterdarm entsprechend die Züge sich mit einander vereinigt haben zu den großen hinteren Retraktoren des Fußes. Die Verstärkung dieser Muskulatur hat hauptsächlich die Umbildung der ventralen Körperhälfte in den Kriechfuß bewirkt, während der Hautmuskelschlauch daran weniger Theil nimmt, sich sogar größtentheils rückbildet. Andererseits trat mit der Verstärkung der Transversalmuskulatur das Bedürfnis nach einem festen dorsalen Ansatz hervor, welcher durch Kalkeinlagerung in die Cuticula geschaffen wurde; das halte ich für den wichtigsten Anstoß zur Ausbildung der Kalkschale, und das Vorhandensein dieser Muskeln macht es verständlich, dass sich aus der noch unverkalkten Cuticula in verschiedener Weise Kalkschalen bilden konnten: bei Chitonen und bei Conchiferen.

Der Molluskenfuß kann sich in so mannigfacher Weise umbilden, dass seine Entstehung aus der ventralen Körpermuskulatur völlig unkenntlich wird, doch würde es mich zu weit führen, diese Umwandlungen hier darzustellen; er wird bald zum Graben, bald zum Hüpfen, bald zum Schwimmen verwendet oder zur Anheftung durch Erzeugung des Byssus, eines Drüsensekretes.

Bei Ctenophoren ist der schwachen Muskulatur entsprechend ein motorisches Nervensystem noch wenig entwickelt, erst bei Turbellarien entsteht mit dem Hautmuskelschlauch ein deutlicher gangliöser Plexus[1], der sich allmählich durch Koncentration weiterbildet, indem hauptsächlich drei Paare von Längssträngen entstehen, von denen weiterhin die beiden ventralen mehr und mehr das Übergewicht erlangen. Sie sind sicherlich dem ventralen Nervensystem der Dinophiliden, Gordiiden, Anneliden, Solenogastren und den Pedalganglien der Mollusken homolog, nur muss man dabei berücksichtigen, dass mit den Umbildungen der Muskulatur und der Sinnesorgane Veränderungen im Bau dieser Nerven verbunden sind, die aber durchaus nicht genügen, um eine Homologie auszuschließen.

Dagegen bilden sich die dorsalen Längsnerven frühzeitig zurück, indem die ventralen auch die Innervirung der dorsalen Leibeswand übernehmen; nur bei Nematoden und in der Entwicklung von Anneliden (31) sind sie noch angedeutet. Länger erhalten sich die ursprünglich am Seitenrande gelegenen Stränge, so bei Solenogastren und Chitonen, wo sie sich den Ventralsträngen ziemlich genähert und die Innervirung der dorsalen Leibeswand übernommen haben, und bei Polychäten und Rhipidoglossen, bei denen die Längsverbindung mehr oder weniger vollständig verloren geht.

Eine Neubildung tritt nur bei Conchiferen auf: die Visceralkommissur, im Anschluss an die Entstehung der Mantellappen und der

---

[1] Ich sehe keinen Grund für die Annahme, dass dieser motorische Plexus von vorn herein deutlich radial angelegt wird (HATSCHEK, 20, p. 383), denn zu den Rippennerven der Ctenophoren steht er in keiner Beziehung; ich meine vielmehr, dass sich erst allmählich vom Cerebralganglion her die radiären Züge aus dem gleichmäßigen Plexus herausgebildet haben.

Kiemen; dieser Theil kann bei einigen Lamellibranchien (Pectiniden), wo noch der hintere Schalenschließmuskel von ihm innervirt wird, zum Hauptcentrum des ganzen Nervensystems werden.

Man kann nun aber das motorische Nervensystem der meisten, wahrscheinlich aller hier berücksichtigten Thiergruppen nicht scharf vom sensiblen scheiden, es dürften alle Ganglien beide Bestandtheile enthalten, trotzdem wird man die ventralen als motorisches Hauptcentrum, die oberen Schlundganglien als sensibles Hauptcentrum bezeichnen dürfen, da jene die Muskulatur des Körpers, diese die Sinnesorgane des Kopfes innerviren. Daher will ich, ehe ich zu den Cerebralganglien übergehe, die Umbildungen der Sinnesorgane verfolgen.

Nach der Ansicht WILLEY's (64), dem man jedenfalls wird beistimmen müssen, sind die Nackententakel einiger Polycladen den Tentakelgruppen von *Ctenoplana* und den Polfeldern der Ctenophoren homolog; sie gehen aber schon im Kreise der Polycladen verloren und werden durch die vorderen Randtentakel ersetzt. So können wir die ersteren als die eigentlichen Primärtentakel der Metazoen bezeichnen, die letzteren sind schon eine sekundäre Bildung. Diese werden nun weiter von einigen höheren Thiergruppen beibehalten, so die »Primärtentakel« der Polychäten, der Cirrenapparat der Solenogastren, die Kopffalte der Chitonen und Rhipidoglossen, die Falte mit den Cirren von *Dentalium*, das vordere Mundlappenpaar der Lamellibranchien. Dazu kann sich weiterhin eine tertiäre Bildung gesellen und schließlich allein übrig bleiben, so die aus dem Bereiche der Seitenlinie stammenden Cirren der Polychäten und ganz ähnlich die Tentakel der Prosobranchien. In ganz anderer Weise entstehen die Arme der Cephalopoden, die man als quartäre Bildung ansehen kann, da sich hier die ursprünglich neben ihnen vorhandenen Tentakel rückbilden. Auch die Fühler der Opisthobranchien und Pulmonaten dürften quartäre Bildungen sein.

Bei einigen Turbellarien treten zwei Wimpergruben auf, die von Nemertinen, einigen Nematoden, von Dinophiliden und Polychäten beibehalten werden, während sie bei Solenogastren und Mollusken rückgebildet sind, sich aber in ihrer Ontogenie als Cerebraltuben deutlich erkennen lassen. Vielleicht sind die seitlichen Wimperbüschel am Kopfe der Gastrotrichen auf diese Wimpergruben zu beziehen, dann könnte möglicherweise auch der Strudelapparat der Rotatorien als eine Weiterbildung derselben anzusehen sein.

Die »Hörblase« der Ctenophoren ist noch bei einigen Turbellarien erhalten, bildet sich dann aber zurück und erst bei einigen höheren

Thiergruppen, so den Conchiferen und einigen Polychäten, entstehen an anderer Stelle ähnliche aber paarige Organe, offenbar von jener ganz unabhängig, auch sind die von Polychäten denen von Mollusken nicht homolog.

Die Homologie der Augen in den verschiedenen Gruppen scheint mir noch ziemlich unklar zu sein. Jedenfalls dürfte schon bei den ältesten Turbellarien ein Paar vorhanden gewesen sein, das vielleicht denen von Dinophilus und »Archianneliden« homolog ist. Durch Theilung kann daraus möglicherweise die Vierzahl hervorgegangen sein, die sich bei Turbellarien, Nemertinen und Anneliden nicht selten findet. Freilich spricht Mancherlei dafür, dass nicht die Zweizahl, sondern die Vierzahl der Augen den primitiven Zustand darstellt.

Recht zweifelhaft ist mir die Homologie dieser Augen mit denen der Mollusken, die doch einen von denen der Turbellarien recht verschiedenen Bau haben, auch die Augen von Alciopiden und anderer Polychäten (Euniciden) dürften den Augen der Mollusken weit eher als denen der Turbellarien vergleichbar sein. Dass sich Augen an beliebigen Körperstellen unschwer bilden können, geht aus dem Vorkommen solcher bei verschiedenen Polychäten und Mollusken deutlich hervor.

Neben diesen Sinnesorganen des Kopfes sind meistens auch solche am Rumpf vorhanden und zwar entweder am Körperrande wie bei Polycladen und dementsprechend in der Seitenlinie von Polychäten, am Notäum der Chitonen, am Epipodium von Gastropoden, oder im Bereiche der ventralen Längsstämme, so in der Flimmerrinne von Solenogastren und Polychäten und in der Fußsohle der Chitonen und Gastropoden. Diese Rinne mag die bei Turbellarien zerstreuten Sinneszellen des ventralen Epithels mehr koncentrirt enthalten. Sekundäre Bildungen sind die Sinnesorgane am Mantelrande von Gastropoden und Lamellibranchien, jedenfalls auch die subpallialen Sinnesstreifen einiger Prosobranchien.

Mit diesen Sinnesorganen haben sich natürlich die nervösen Centren umgebildet, und wenn die letzteren auch sicherlich in den verschiedenen Thiergruppen als homolog angesehen werden dürfen, muss man doch immer im Auge behalten, dass auf der homologen Grundlage sich mannigfache Differenzirungen herausgebildet haben, die in der ontogenetischen Entwicklung zum Ausdruck gelangen müssen; so wird die Entwicklung des Bauchmarks der Anneliden natürlich etwas anders vor sich gehen als die der ventralen Längsnerven der Polycladen, jene enthalten mehr Bestandtheile als diese, aber soll man darum ihre Homologie ausschließen? Die Cerebralganglien der Polychäten sind den Sinnesorganen entsprechend sehr verschieden gebaut, bei *Protodrilus*, *Ophelia*, *Rhynchobolus* ganz ungleich einfacher als bei *Eunice*, sind sie darum nicht homolog?

Dass das Nervencentrum bei Turbellarien im Anfang eben so wie bei Ctenophoren am aboralen Pol, d. h. in der Mitte der Dorsalfläche gelegen hat und sich erst mit der Streckung des Leibes allmählich dem Vorderende genähert hat, halte ich für überaus wahrscheinlich. Damit rückten sie an das Vorderende des Plexus und gestalteten diesen um, dessen hintere Längsnerven mehr und mehr an Bedeutung gewannen, während die vorderen dementsprechend sich rückbildeten. Nach Ausbildung der vorderen Randtentakel wurden diese gewissermaßen das Ziel, dem die Cerebralganglien zustrebten, und sie bleiben auch ziemlich hoch hinauf das Haupttastorgan des Kopfes.

Das Centrum für die Flimmerung der Ctenophoren muss eine wesentlich andere Zusammensetzung haben, als das Centrum eines stark muskulösen Körpers, und so muss es sich schon bei Turbellarien bedeutend verändern, um seiner neuen Aufgabe zu entsprechen, es wird zu einer Vereinigung sensibler und motorischer Elemente, doch bleiben die letzteren zum größten Theil in der Nähe der von ihnen innervirten Muskulatur und koncentriren sich hier allmählich zu einer ventralen Ganglienmasse. Diese Koncentration kann man am besten bei Gastropoden verfolgen. Die Annahme, dass die Längsstämme von einem ursprünglich vorhandenen vorderen Ganglion sekundär ausgewachsen sind (11), ist durchaus unwahrscheinlich und mit den vergleichend-anatomischen Thatsachen in Widerspruch.

Das Cerebralganglion der Turbellarien dürfte mit den durch die Sinnesorgane bedingten Veränderungen sich bei allen hier berücksichtigten Würmergruppen, einschließlich der Solenogastren erhalten haben. Erst bei Mollusken wird es wesentlich umgewandelt, indem sich ein mit ihm verschmelzender Labialring ausbildet, so dass das ursprüngliche Ganglion nur die vordere Verdickung dieses Ringes bildet. Auch dürfte der Anfangstheil der Lateralstränge und der Pedalkonnektive mit dem Schlundring verschmelzen, so dass beide nun von den Seitentheilen des letzteren abgehen.

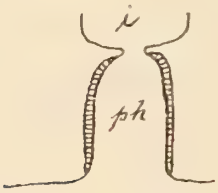
Da diese Seitentheile sich bei Gastropoden zu den Cerebralganglien entwickeln, so sind diese im Grunde denen der Solenogastren nicht homolog, wenn sie auch durch Umlagerung Bestandtheile von ihnen übernommen haben. Die Cerebralganglien der übrigen Conchiferen entsprechen denen der Gastropoden, denen sich die Pleuralganglien angeschlossen haben. Erst sekundär nähern sich die beiden Knoten einander über dem Schlunde und nehmen dann eine ähnliche Lage ein wie bei Polycladen und Solenogastren.

Unter den hier berücksichtigten Würmern ist das Nervensystem der Gastrotrichen und Rotatorien am meisten koncentrirt, wobei freilich die Rückbildung des motorischen Theiles mit in Betracht gezogen werden muss, und unter den Mollusken ist das höchst entwickelte Nervensystem das der Cephalopoden, in welchem nicht viele der ursprünglichen Bestandtheile, die noch das Nervensystem der Solenogastren zusammensetzten, erhalten sind, denn die Lateralstränge sind rückgebildet, die Kopffalte ist verschwunden, dafür sind die Visceralkommissur, die Armganglien und noch manche anderen Theile entstanden.

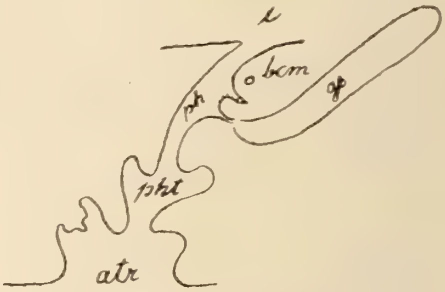
Die ganglιösen Bestandtheile des Turbellarienpharynx sind häufig als Buccalganglien erhalten, so bei Polychäten und Solenogastren; bei den letzteren dürfte der vorderste Theil der Schlundmuskulatur (vgl. p. 258) von dem Cerebralganglion innervirt werden. Bei Chitonen und den anderen Mollusken hat sich dann wahrscheinlich der Theil, welcher diese Nerven und die Konnektive zu den Buccalganglien entsendet, vom Cerebalganglion abgelöst, um ein Paar vorderer Buccalganglien zu bilden, welche durch zwei neu entstandene Konnektive sich mit dem hinteren Theil des Labialringes in Verbindung setzten; diese Konnektive verlaufen unter dem Epithel an der Grenze zwischen Lippentheil und Mundhöhle und mögen aus diesem Epithel entstanden sein. Die vorderen Buccalganglien sind ursprünglich durch eine Kommissur verbunden; weiterhin verschmelzen sie mit den hinteren und ihre Kommissur verschwindet.

Die phyletische Entwicklung des Vorderdarmes scheint mir leicht verständlich zu sein. Zunächst ist er ein einfaches, von ektodermalem Epithel bekleidetes Rohr, welches sich von der äußeren Mundöffnung zum entodermalen Mitteldarm erstreckt, so ist es nicht nur bei Ctenophoren, sondern auch bei manchen Turbellarien, wo subepitheliale Drüsenzellen hineinmünden (Textfig. 18).

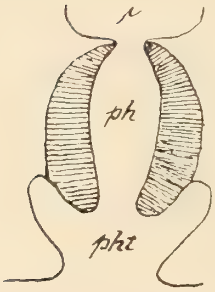
Sodann bildet sich, vielleicht durch weitere Einziehung, die Schlundtasche aus, wie man bei Turbellarien verfolgen kann (Textfig. 19); über dieses Entwicklungsstadium geht *Neomenia* eigentlich nur durch die Ausbildung des sensiblen Atriums hinaus, das sich außer den Solenogastren nirgends wiederfindet. Bei *Proneomenia* hat sich ein ventrales Fältchen mit chitinösen Zähnchen ausgebildet und ein Paar vor ihm ausmündende schlauchförmige Drüsen (Textfig. 20), und zwar in demjenigen Theil, welcher dem Pharynx der Turbellarien homolog ist. Endlich bei Chitonen (Textfig. 21) hat sich die Radula sehr vergrößert, eine zusammenhängende Grundmembran erhalten und auf großen Knorpeln zungenartig erhoben, welche durch eine komplicirte Muskulatur bewegt werden; die Speicheldrüsen von *Proneomenia* fehlen, doch liegen der Radula gegenüber zwei muköse Drüsensäcke; endlich hat sich unter dem Vorderende der Radula ein ausstülpbares Sinnesorgan entwickelt, eine Art von Unterzunge, während der vordere der Pharyngealtasche entsprechende Abschnitt sehr verkleinert ist.



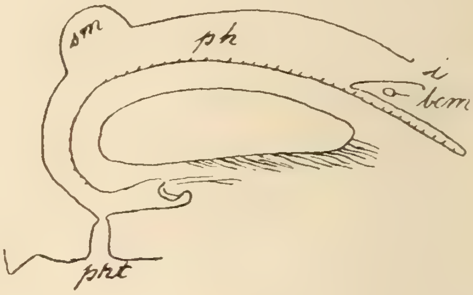
Textfig. 18.



Textfig. 20.



Textfig. 19.



Textfig. 21.

Bei einem direkten Vergleich des Vorderdarmes von Euniciden mit dem der Polycladen würde man vielleicht zunächst daran denken, dass der von kräftiger Muskulatur umgebene Ösophagus dem Pharynx, dagegen der Kiefersack der Pharyngealtasche entspräche, doch halte ich eine solche Homologisirung für unzutreffend, vielmehr dürfte der Kiefersack eben so wie die Molluskenradula dem hinteren Abschnitt des Vorderdarmes, dem Homologon des eigentlichen Pharynx der Turbellarien, angehören und der vordere Abschnitt wie bei Mollusken rückgebildet sein. Dafür spricht unter Anderem der Verlauf der Buccalkommissur.

Bezeichnet man den Schlund der Ctenophoren als primären Vorderdarmtheil, die Pharyngealtasche der Turbellarien als sekundären, so würden alle wesentlichen Differenzirungen, die ich erwähnt habe, sich in dem ersteren abgespielt haben. Dagegen ist die letztere weniger konstant, bei Mollusken Anfangs reducirt, sekundär indessen kann besonders bei Gastropoden sich an ihrer Stelle ein großer vorstülpbarer Vorderdarmtheil ausbilden, während bei Lamellibranchien der ganze Vorderdarm verschwunden ist.

Wie das Cerebralganglion hat sich auch der Mund nach vorn verlagert; bei Ctenophoren und einigen Polycladen liegt er in der Mitte der Unterseite, während er bei Cotyleen sich mehr und mehr dem Vorderrande nähert, wo er bei allen höheren Würmern und den Mollusken gelegen ist. Wenn also der »Urmund« der Larven am unteren Pol angelegt wird, so kann das offenbar phylogenetisch nur das eine bedeuten, dass er dem Munde der Ctenophoren entsprechend ursprünglich hier gelegen hat. Mit dem After, der nachher in der Nähe des unteren Pols entsteht, hat der Urmund phylogenetisch nichts zu schaffen, eben so wenig wie die ventrale Flimmerrinne.

Auf die Umwandlung des cölenterischen Systems der Ctenophoren in das der Turbellarien will ich nicht näher eingehen, jedenfalls ist seine Form bei *Ctenoplana* ein wichtiges Übergangsglied. Ich halte sowohl die Ausbildung desselben bei Tricladen, als auch die von Rhabdocölen und Acölen für sekundär gegenüber den Polycladen, welche durch einen mit vorderem Fortsatz versehenen Hauptdarm, in dessen Mitte bei den ältesten Formen der Schlund mündet, und zahlreiche verzweigte Seitenäste ausgezeichnet sind. Bei Nemertinen, Polychäten und Solenogastren sind aus diesen Ästen einfache Säcke geworden; der vordere, über dem Cerebralganglion hinziehende Fortsatz ist am deutlichsten bei den Solenogastren erhalten. Von sekundären Bildungen sei nur der »Nebendarm« einiger Polychäten erwähnt, welchem die hinten geschlossene Drüse von *Chaetoderma* morphologisch ziemlich ähnlich und vermuthlich in ähnlicher Weise durch Abschnürung einer Rinne entstanden ist.

Die Stammform der Mollusken mag noch verzweigte Darmäste besessen haben, die sich weiterhin in der Mitte koncentrirt haben und hauptsächlich in die Leber übergegangen sind. Im vorderen Theil ist der Hauptdarm der Mollusken eine Strecke weit durch ein Paar drüsiger Säcke erweitert, die vermuthlich auch aus Anhangsgebilden hervorgegangen sind. Zum größeren Theil aber hat der Darm seine Anhänge verloren, sich verengt und durch eine Schlingenbildung verlängert.

Durch die Art der Ernährung ist die weitere Umgestaltung bedingt, bei Pflanzenfressern (z. B. Patelliden) wird der Darm verlängert, bei

Thierfressern verkürzt. Ähnlich wie die Molluskenleber mögen die Mitteldarmdrüsen von Rotatorien auf Darmäste von Turbellarien zurückführbar sein.

Der bei Turbellarien noch fehlende After ist bei den höheren Würmern durch Verbindung des Hauptdarmendes mit dem Epithel der Oberfläche zu Stande gekommen, ursprünglich vermuthlich ohne Einziehung eines ektodermalen Theiles. Erst weiterhin ist die Umgebung grubenartig eingezogen worden und sie enthält dann häufig nicht nur die Ausmündung der Geschlechtsorgane, sondern auch die der Exkretionsorgane, so bei den meisten Solenogastren, bei Gordiiden, Nematoden (♂) und Rotatorien. Bei Solenogastren enthält diese Höhle zuweilen auch Kiemen.

Die Ausbildungsart der letzteren bei *Neomenia* halte ich für die primitivste unter allen Kiemenformen; im Anschluss an sie haben sich die gefiederten Kiemen der Chitonen entwickelt und von der Analgegend allmählich nach vorn hin vermehrt.

In anderer Art sind die beiden Ctenidien der Conchiferen entstanden, die sich in sehr verschiedener Weise weiterbilden oder auch verschwinden und durch Neubildungen ersetzt werden können, wie bei Patelliden, Acmäiden und manchen Opisthobranchien. Auch die Parapodialkiemen und Kopfkiemen von Polychäten sind offenbar sekundäre Erwerbungen.

Dass sich doppelfiedrige Kiemen wiederholt unabhängig von einander entwickelt haben, wie bei *Chaetoderma*, Chitonen, der Urconchifere, bei Acmäiden und einigen Tectibranchien, mag merkwürdig erscheinen, doch glaube ich, dass die Erscheinung leichter dadurch verständlich wird, dass man sie alle auf eine gestauchte Lamelle zurückführen kann. Ein blattförmiger Fortsatz, in dessen beiden Seiten kontraktile Elemente vorhanden sind, wird durch diese wellenförmig gefaltet, und damit ist bereits die Grundform der zweifiedrigen Kieme gegeben, denn die Blättchen stehen, so viel ich gesehen habe, stets alternirend zur Rhachis, und bei Tectibranchien entwickelt sich die gefiederte Kieme sehr deutlich aus einer gefalteten Lamelle.

Das parenchymatöse Bindegewebe, das bei Turbellarien den Raum zwischen den Eingeweiden erfüllt, verflüssigt sich bei höheren Würmern mehr oder weniger und seine Zellen gehen in die Leukocyten und Blutkörperchen, sowie in »Lymphzellen« und »Chloragogenzellen« über, die nun in den Räumen zwischen dem netzartigen Bindegewebe und den Muskelzügen umherschwimmen. Diese Räume bilden das Hämocöl, das von der Blutflüssigkeit mit ihren geformten

Bestandtheilen erfüllt wird. Indessen können sich vom Hämocöl oder von den Gefäßen Räume abtrennen, welche nicht vom Blute erfüllt sind, wie der bei *Neomenia* zwischen dem Darm und der Vagina, und der große, gekammerte Hohlraum, welcher bei Anneliden als Cölom bezeichnet wird, eben so das ungekammerte »Cölom« der Gordiiden. Das letztere kann in verschiedenem Maße von Lymphzellen erfüllt werden, welche eben so wie das den Raum auskleidende, mehr oder weniger epithelartig angeordnete Gewebe phylogenetisch aus dem Parenchym der Turbellarien hervorgegangen sind; daher ist das Cölom der Gordiiden und Anneliden eben so wie der Hohlraum der Blutgefäße von dem ursprünglich einheitlichen Hämocöl abzuleiten. Da es mit den Bluträumen sekundär wieder verschmelzen kann, so dürfte daraus schon folgen, dass es von diesen nicht principiell verschieden ist; ob man es vom Hämocöl als Schizocöl (in etwas anderem Sinne als bisher) unterscheiden will, gebe ich zu bedenken; sicher ist es vom »Gonocöl« verschieden.

Mit der Entstehung des Blutes trat die Möglichkeit ein, den besonders wichtigen Organen, als welche besonders die Keimdrüsen und das obere Schlundganglion erscheinen, eine Sauerstoffzufuhr zu gewähren, indem zunächst durch die Haut, dann durch hohle Falten derselben, die Kiemen, eine Respiration zuwege kam, und von hier durch besondere, vom Hämocöl mehr oder minder vollständig abgeschlossene, mit kontraktilen Wandungen versehene Röhren das Blut nach dem vorderen Körperende hingeführt wurde.

Solcher kontraktilen Gefäße sind zunächst zwei gebildet worden, die wahrscheinlich von der Analgegend an jederseits neben und über dem Hauptdarm verliefen. Ob die beiden Gefäße der Nemertinen mit denen der übrigen Thiergruppen homolog sind, ist mir nicht ganz zweifellos, jedenfalls sind die beiden Dorsalgefäße von Euniciden, das mediodorsale der meisten anderen Anneliden und der Solenogastren und die Aorten mit dem ursprünglich vollkommen paarigen Herzen von Mollusken einander homolog. Dass sie zumeist aus dem ursprünglichen paarigen Verhalten in das unpaarige übergegangen sind, entspricht der Verschmälerung des Körpers und zum Theil der gegenseitigen Annäherung der Keimdrüsen, deren Ausführungsgänge bei Solenogastren und Mollusken zu ihnen in Beziehung getreten sind. Davon abgesehen stellt das Blutgefäßsystem der Solenogastren einen sehr niedrigen Zustand dar, da außer dem Rückengefäß nur ein weiteres oder engeres Hämocöl vorhanden ist, aus welchem erst weiter hinauf bei Mollusken und andererseits bei Anneliden sich ein mehr oder weniger komplicirtes Gefäßsystem entwickelt hat.

Erst mit einer zusammenhängenden Muskulatur hat sich bei Turbellarien ein Exkretionsorgan entwickelt. Dass dieses aus sehr weit ins Innere gerückten Hautdrüsenzellen entstanden sei, wie Arn. Lang meint, halte ich für ganz unwahrscheinlich; wie ich schon früher angegeben habe (49, p. 539), ist es mir bei Weitem wahrscheinlicher, dass Parenchymzellen, die sich auch sonst häufig mit Exkretionsstoffen beladen (Chloragogenzellen), die von der angrenzenden Muskulatur erzeugten Produkte aufgenommen und sich, da sie nicht wie bei höheren, mit einem Hämocöl ausgestatteten Thieren beweglich waren, mit anstoßenden Schwesterzellen vereinigt haben, so dass allmählich eine Röhrenleitung bis zur Oberfläche zu Stande kam, in der sich schließlich zur Ausleitung der Stoffe eine Wimperung entwickelte. Warum wir ein so starkes Durchwachsen der inneren Organe mit Ektodermzellen annehmen sollen, sehe ich nicht ein, da durch diese Hypothese gar nichts gewonnen wird.

Diese Protonephridien der Turbellarien sind nicht nur denen der Gastrotrichen und Rotatorien, sondern auch denen der Dinophiliden und Anneliden homolog. Dass sie bei den letzteren meistens eine innere Öffnung erhalten haben, ist wohl kaum genügender Grund, um ihnen einen anderen Namen: Metanephridien zu geben.

Bei Gordiiden und Solenogastren scheinen besondere Nieren zu fehlen, doch kann bei den letzteren möglicherweise durch die Verbindung der Uteri mit den Dorsalgefäßen eine neue Art von Exkretion eingeleitet sein, indem durch die dünne Scheidewand des Vorhofes hindurch aus dem Blute in das Pericardium Exkretionsprodukte abgeschieden werden, so dass hier der Anfang einer Pericardialdrüse vorliegen würde.

Dadurch dass sich alsdann bei Mollusken die Keimdrüse mehr und mehr vom Pericardium trennte, erhielt dieses und die von ihm nach außen führenden Gänge in erhöhtem Maße Gelegenheit, der neu übernommenen Funktion nachzukommen, und so wurden die letzteren unter Rückbildung der Schalendrüse und unter Vergrößerung der Oberfläche durch Faltenbildung mehr und mehr ausschließlich exkretorisch. Nur bei Gastropoden kann sekundär die eine der beiden Nieren allmählich sich verkleinern, zu einem Receptaculum seminis werden, und schließlich ganz verschwinden, während ihre Stelle der Ausführungsgang der Gonade mit seinen Drüsen einnimmt.

Die ursprünglich einfach sackförmigen und in der Nähe des Afters ausmündenden Nieren behalten in der Regel ihren Zusammenhang mit dem Pericardium bei, doch kann der Verbindungsgang fast oder ganz an die äußere Nierenmündung rücken, so dass nur die Mündung beiden gemeinsam ist (*Arca*, *Nautilus*) und der ursprünglich einheitliche Urogenitalapparat nunmehr aus drei fast völlig getrennten Theilen besteht. Bei Gastropoden wird freilich in der Regel der rechte Renopericardialgang rückgebildet.

Die primitive Paarigkeit dieses ganzen Apparates ist allein bei *Arca* erhalten geblieben, während sonst die beiden Pericardien immer, auch schon bei den Solenogastren, mit einander vereinigt sind. Die Nieren neigen gleichfalls zur Verschmelzung mit einander, eben so die Gonaden, doch ist es nicht immer sicher, ob eine einzige Gonade durch Verschmelzung der beiden ursprünglichen oder durch Reduktion der einen entstanden ist; für die Gastropoden ist das Letztere sehr wahrscheinlich.

Demnach sind die Nieren der Mollusken nicht denen der Anneliden homolog, sondern durch Funktionswechsel und Umwandlung der Ausführungsgänge der Keimdrüsen entstanden, während bei Anneliden umgekehrt die ursprünglichen Exkretionskanäle sekundär zu Ausführungsgängen der Keimstoffe werden können.

Die Keimdrüsen der Turbellarien sind ungemein zerstreut und ihre Weiterentwicklung muss vor Allem zu einer Koncentration führen, die wir in der That bei den höheren Thieren meistens sehr deutlich durchgeführt sehen. Bei Dinophiliden sind noch zwei Paare von Ovarien vorhanden, die bei Gastrotrichen und Rotatorien noch mehr koncentrirt sind; gleichzeitig sind bei ihnen die Geschlechter getrennt und dimorph geworden. Die beiden längsverlaufenden Sammelgänge (Uteri), die eine Erwerbung der Turbellarien sind und bei Ctenophoren noch nicht existiren, bilden natürlich das Ziel, dem die Gonaden zustreben, um sich mehr und mehr mit ihnen zu vereinigen; bei *Dinophilus* sind sie zu einem medianen Raum verschmolzen.

Bei *Neomenia* und Gordiiden (♀) sind die Keimdrüsen einander ganz ähnlich, indem sie aus zwei Reihen von Säcken bestehen, deren jede in einen dorsalen, zu einer hinteren Öffnung hinziehenden Längsgang mündet. Bei *Gordius* werden nun aber die Eier in solcher Menge erzeugt, dass sie von den Längsgängen nicht alle aufgenommen werden können und nach Erfüllung derselben durch die dünne Scheidewand in die Leibeshöhle fallen.

Durch ein ähnliches Stadium sind die Anneliden hindurchgegangen, nur sind bei ihnen die Verhältnisse weiter gediehen, indem die Keimstoffe sämmtlich in die Leibeshöhle gelangen und die Ausführungsgänge völlig rückgebildet sind. Natürlich ist das nur erklärlich, wenn man solche Längsgänge als ursprünglich vorhanden gewesen annimmt, da nur solche die Möglichkeit einer Verstopfung gewähren, während einzelne kurze Ausführungsgänge wie bei Nemertinen sich nicht wohl verstopfen können.

Während ursprünglich bei Anneliden (*Polygordius*) die Keimstoffe noch keine brauchbaren Ausführungswege vorfinden, so dass sie durch die Leibeswand entleert werden müssen, werden allmählich die Nephridien erweitert und sekundär als Wege für die Keimstoffe benutzt.

Auch bei Mollusken verlieren die Gonaden mehr oder weniger vollständig den Zusammenhang mit den ursprünglichen Ausführungsgängen, doch werden diese nicht rückgebildet, sondern in Nieren umgewandelt. Bei Chitonen sind die Gonaden nicht nur wie bei den meisten Solenogastren mit den Längsgängen zu langen, einfach sackförmigen Gebilden verschmolzen, sondern auch fast immer die beiden Gonaden mit einander, und sie haben zwei vom Pericardium und den Nieren völlig getrennte Ausführungsgänge von größtentheils ektodermaler Herkunft erhalten. Bei Gastropoden ist der Zusammenhang der einen erhaltenen Keimdrüse mit der nach der Drehung rechten Niere noch erhalten geblieben; diese kann sich einerseits gewaltig vergrößern (bei Fissurelliden) und daher sowie durch ihre Beziehung zur Keimdrüse einer Leibeshöhle ähnlich sein, andererseits (bei den höheren Prosobranchien) sich bis zum schließlichen Verschwinden rückbilden und durch den Ausführungsgang der Gonade mit seinen Drüsenbildungen ersetzt werden.

Bei Lamellibranchien sind die Ausführungsgänge der beiden Keimdrüsen fast immer von den Nieren völlig getrennt. Endlich bei Cephalopoden sind die Verhältnisse eigenthümlich modificirt, indem das Pericardium sich sekundär mit der Gonadenhöhle vereinigt hat, indessen sind ursprünglich beide Gonadengänge vorhanden und ganz von den Nieren getrennt.

Da sich das Pericardium der Cephalopoden häufig sehr vergrößert hat, wird es als Leibeshöhle bezeichnet und wegen einer ähnlichen Beziehung zur Keimdrüse als Homologon des »Cöloms« der Anneliden angesehen. Mit demselben Recht kann man die rechte Niere der Fissurelliden als Leibeshöhle bezeichnen, denn in dem einen, wie in dem andern Falle ist der Hohlraum durch Erweiterung eines Theiles der ursprünglichen Ausführungsgänge der Keimdrüsen entstanden, indessen wie man die rechte Niere der Fissurelliden nur vom vergleichend-morphologischen Standpunkt aus betrachtet, wird man gut thun, auch bei Cephalopoden das erweiterte Pericardium nicht als »Cölom« zu bezeichnen, sondern nur als das, was es vergleichend-morphologisch ist: als Pericardium, wie denn überhaupt die häufig gebrauchte Wendung, dass das »Cölom« bei den meisten Mollusken reducirt ist, jeder Grundlage entbehrt, denn die Mollusken stammen sicher nicht von Thieren mit einer weiten »sekundären Leibeshöhle« ab und die letztere ist keine Gonadenhöhle (Gonocöl), sondern neben dieser Gonadenhöhle giebt es entweder nur ein »Hämocöl«, wie bei Solenogastren und Mollusken, oder ein »Schizocöl«, wie bei Gordiiden und Anneliden, das erst sekundär in eine Beziehung zu den Geschlechtsprodukten treten kann, wodurch eine Homologie mit dem Gonocöl anderer Thiere vorgetäuscht wird, dieses ist bei Anneliden vielmehr nebst den Ausführungsgängen rückgebildet. Das scheint mir, so weit die hier berücksichtigten Thiergruppen in Frage kommen, die einzig mögliche »Cölomtheorie« zu sein. Von irgend einer phyletischen Beziehung der fraglichen Räume zu Theilen des Darmtractus kann gar nicht die Rede sein.

Das Problem der Segmentirung scheint mir nur durch Vergleichung der Anneliden mit den nächstverwandten Würmern, insbesondere den Solenogastren, Gordiiden und Dinophiliden, gelöst werden zu können, wie ich es hier versucht habe.

Es wäre nun zum Schluss noch die Beziehung der Molluskenlarve zu den Vorfahren zu erörtern, doch kann ich mich hier kurz fassen, weil ich noch jetzt vollkommen auf dem früher von mir (49) dargelegten Standpunkt stehe; meine Ansicht ist die, dass die Flimmerlarve in der Hauptsache dem phylogenetischen Ctenophorenstadium entspricht und dass gewisse Organe, besonders die Larvenniere, aus dem Turbellarienstadium übernommen sind.

Gleichzeitig mit mir hat Hatschek seine Trochophora-Theorie »weitergeführt« (20, p. 306—322) und auch seinerseits zugegeben, »dass die Ctenophoren der Stammform der Zygoneuren sehr nahe stehen« (p. 319), gleichzeitig aber hält er an seiner früheren Ansicht fest, welche dahin ging: »die Rotatorien stehen in ihrem Baue zeitlebens der Trochophora sehr nahe« — also beide Thiergruppen stehen der Trochophora sehr nahe — stehen sie auch einander sehr nahe? Das hat Hatschek nicht ausgeführt, obwohl doch ihr Verhältnis zu einander recht sehr der Aufklärung bedürftig gewesen wäre, wenn beide solche »sehr nahe« Beziehung zur Trochophora-Larve zeigen.

Nun ich glaube, wer über diese Beziehungen der beiden Thiergruppen zu einander nachdenkt, wird sich sehr schnell überzeugen, dass sie nicht sehr nahe, sondern recht entfernt mit einander verwandt sind, und wird dann wohl zugeben müssen, dass nur die eine von ihnen der Trochophora-Larve sehr nahe stehen kann. Ich bin nicht im Zweifel, dass diese Gruppe die der Ctenophoren sein muss. Es ist schon wiederholt auf die große Ähnlichkeit der Scheitelplatte mit dem aboralen Sinnesorgan der Ctenophoren hingewiesen worden (11) und Ed. Meyer (31) hat bei der Larve von *Lopadorhynchus* die drei Paare von Längsnerven der Turbellarien nachweisen können, wie denn überhaupt die ontogenetische Entwicklung des Nervensystems am treuesten die phyletischen Umwandlungen wiederholt. Bei solchen Vergleichen zwischen Larven und den entsprechenden Vorfahren wird man sich vor zu großem Schematismus hüten müssen und vor Allem immer die vergleichende Anatomie als Grundlage zu benutzen haben, was leider nur zu häufig von den Ontogenetikern vernachlässigt wird. So glaube ich nicht, dass aus der Thatsache, dass die Scheitelplatte der Anneliden-Trochophora dem Vorderende des entwickelten Wurmes entspricht, zu schließen ist, dass die Ctenophoren bei der Annahme der kriechenden Lebensweise ihr Sinnesorgan nach vorn und die Mundöffnung nach hinten gerichtet haben, es dürften vielmehr bei der Larve schon Verschiebungen eingetreten sein, welche der definitiven Lage der Organe entsprechen, wie es besonders deutlich sich mit der Lage des Mundes verhält. Daraus, dass dort, wo der Mund der Ctenophoren liegt, sich bei der Trochophora der After entwickelt, folgt natürlich durchaus nicht, dass jener diesem homolog ist. Der Darm wird überhaupt bei der Larve im Wesentlichen sogleich so angelegt, wie es der definitiven Lage und Ausbildung entspricht, so dass an ihm wenig von den phylogenetischen Veränderungen wahrzunehmen ist, die er bei den Vorfahren durchgemacht hat.

Bezüglich der Polycladenlarven möchte ich annehmen, dass die Goette'sche Larve, die ja auch dem Nemertinen-Pilidium sehr ähnlich ist, den Vorläufer der Trochophora bildet, während die Müller'sche Larve mit ihren lappenförmigen Anhängen nur eine besondere Erwerbung der Gruppe sein dürfte. Das ist ein weiterer wichtiger Punkt, der bei der Ableitung der Trochophora-Larve berücksichtigt werden muss.

Dagegen wird man gut thun, die Rotatorien-Trochophora-Theorie endgültig aufzugeben. *Trochosphaera aequatorialis* ist eine Thierform, welche durchaus den Eindruck einer abnormen Aufquellung macht, die ja nicht gerade pathologisch zu sein braucht, daher rührt die Kugelform mit dem äquatorialen, nicht mehr retraktilen Wimperapparat, der dem Thiere nur eine ziemlich kümmerliche Lokomotion ermöglicht. Die auf den ersten Blick so auffällige Ähnlichkeit mit der Trochophora-Larve schrumpft bei näherem Zusehen doch sehr zusammen und gerade das vor Allem wichtige Nervensystem ist so verschieden, dass ein direkter Vergleich fast unmöglich erscheint. Bei der Trochophora liegt das Centrum am oberen Pol und von hier strahlen die Hauptnerven aus, während die parallel dem Äquator verlaufenden nur mehr oder weniger unwichtige Querverbindungen darstellen, dagegen liegt bei *Trochosphaera* sowohl das Centrum wie die Hauptsinnesorgane unter dem Äquator, so dass der Unterschied ähnlich ist wie der vom Nervensystem der Ctenophoren und Medusen. Da nun aber offenbar das Cerebralganglion der Trochophora dem der *Trochosphaera* homolog ist, kann daraus nur der Schluss gezogen werden, dass der äquatoriale Wimperkranz beider nicht homolog ist, und damit ist die auffälligste Übereinstimmung hinfällig geworden.

Weder das Nervensystem und die Sinnesorgane, noch der Darmtract mit dem Kaumagen, den zwei Mitteldarmdrüsen und der Kloake, noch die Keimdrüse zeigt bei der *Trochosphaera* oder den Rotatorien überhaupt ein solches Verhalten, dass es möglich wäre, diese Organe der Anneliden, Solenogastren und Mollusken von ihnen herzuleiten, während ihre Herleitung von denen der Polycladen, wie ich ausgeführt habe, sehr gut möglich ist und meiner Ansicht nach die einzige Möglichkeit darbietet, zu einem Verständnis der phylogenetischen Entwicklung dieser Thiergruppen zu gelangen.

Um mit kurzen Worten meine Ansicht über die systematische Stellung der Solenogastren zusammenzufassen, behaupte ich: **die Solenogastren sind eine mit Gordiiden und Anneliden nächst verwandte Gruppe von Würmern, welche durch die Beziehung, in welche der Uterus zum Herzen getreten ist, sowie durch Anfänge einer Radulabildung zu den Mollusken hinüberführen, unter denen die Chitoniden besonders durch die Erhaltung der Lateralstränge ihnen am nächsten stehen.**

Berlin, im Januar 1902.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. Amaudrut, La Partie antérieure du Tube digestif et la Torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. nat. Hist. Ser. 8. Vol. VII. 1898.
2. Babor, Über das Centralnervensystem von Dreissensia polymorpha. Sitzber. Böhm. Ges. Wissensch. 1895.
3. Blumrich, Das Integument der Chitonen. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
4. Bonnet, Der Bau und die Cirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
5. Boutan, Mémoire sur le Système nerveux de la Nerita polita et de la Navicella porcellana. Arch. Zool. expér. Ser. 3. Vol. I. 1893.
6. —— L'Organe glandulaire périphérique de l'Helcion pellucidum. Arch. Zool. expér. Sér. 3. Vol. V. 1897.
7. Bouvier, Système nerveux, Morphologie générale et Classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat. Ser. 7. Vol. III. 1887.
8. Daday, Morphologisch-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Hexarthra polyptera. Termész. Füzetek. Vol. X. 1886.
9. Dall, Report on the Results of dredging, under the Supervision of Al. Agassiz, in the Gulf of Mexico and in the Caribbean Sea, by the Steamer »Blake«. 29. Rep., 2. Theil. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. XVIII. 1889.
10. Drew, The Life-History of Nucula delphinodonta. Quart. Journal micr. Science. Vol. XLIV. 1901.
11. Eisig, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIII. 1898.
12. Erlanger, On the paired Nephridia of Prosobranchs, the Homologies of the only remaining Nephridium of most Prosobranchs, and the Relations of the Nephridia to the Gonad and Genital Duct. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXIII. 1892.
13. Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1900.
14. Fraipont, Le Genre Polygordius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1887.
15. Gilson, The female Organs of Neritina fluviatilis. Proc. malac. Soc. London. Vol. II. 1896.
16. Goodrich, On the Nephridia of the Polychaeta. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XL, XLI, XLIII. 1897, 1898, 1900.
17. Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten. Arb. Inst. Wien. Vol. VII. 1888.
18. Haller, Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier, nebst Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen der Mollusken unter einander. 1894.
19. Haren Noman, Die Lamellibranchiaten, ges. während der Fahrten des »Willem Barents« 1878 und 1879. Niederländ. Arch. Zool. Suppl.-Bd. 1. 1881.
20. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. 1888, 1889, 1891.
21. Hescheler, Über die Gattung Pleurotomaria. Biol. Centralbl. Bd. XXI. 1901.

22. Heuscher, Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri. Jen. Zeitschr. Bd. XXVII. 1892.
23. Hubrecht, Proneomenia Sluiteri. Niederländ. Arch. Zool. Suppl.-Bd. I. 1881/1882.
24. Jackson, Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their Allies. Mem. Boston Soc. Vol. IV. 1890.
25. Kerr, On some Points in the Anatomy of Nautilus pompilius. Proc. zool. Soc. London. 1895.
26. Kowalevsky, Sur le Genre Chaetoderma. Arch. Zool. expér. Ser. 3. Vol. IX. 1901.
27. Lacaze-Duthiers, Mémoire sur le Système nerveux de l'Haliotide. Ann. Sc. nat. Ser. 4. Vol. XII. 1859.
28. Lang, Monographie der Polycladen. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. 1884.
29. —— Vergleichende Anatomie der wirbellosen Thiere.
30. Ménégaux, Recherches sur la Circulation des Lamellibranches marins. 1890.
31. Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XIV. 1901.
32. Neumayr, Beiträge zu einer morphologischen Eintheilung der Bivalven. Denkschr. Akad. Wien. Vol. LVIII. 1892.
33. Pelseneer, Sur le Pied de Chitonellus et des Aplacophora. Bull. scient. France Belgique. Vol. XXII. 1890.
34. —— Contribution à l'Étude des Lamellibranches. Arch. Biol. Vol. XI. 1891.
35. —— Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaiques. Mém. Acad. Belgique. Vol. LVII. 1899.
36. —— Les Yeux céphaliques chez les Lamellibranches. Arch. Biol. Vol. XVI. 1899.
37. Perrier, Recherches sur l'Anatomie et l'Histologie du Rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. nat. Ser. 7. Vol. VIII. 1889.
38. Pilsbry in Tryon, Manual of Conchology. Vol. XIV, XV. 1892, 1893.
39. Plate, Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. 4. Suppl. 1897, 1899, 1901.
40. Pruvot, Sur l'Organisation de quelques Néoméniens des Côtes de France. Arch. Zool. expér. Ser. 2. Vol. IX. 1891.
41. Robert, Sur la Ponte des Troques. Compt. Rend. Ac. Sc. Vol. CXXXII. 1901.
42. Sars, Bidrag til Kundskaben om Norges Arktiske Fauna. I. Mollusca Regionis Arcticae Norvegiae. 1878.
43. Simroth, Kritische Bemerkungen über die Systematik der Neomeniiden. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.
44. —— Über die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898.
45. Stempell, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahrb. 4. Supplbd. 1898.
46. —— Zur Anatomie von Solemya togata. Ebenda. Bd. XIII. 1899.
47. Thiele, Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchier. Diese Zeitschr. Bd. XLVIII. 1889.
48. —— Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1890.

49. Thiele, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. Bd. XXV. 1891.
50. —— in Troschel, Das Gebiss der Schnecken. Bd. 2. VII. VIII. 1891, 1893.
51. —— Beiträge zur Kenntnis der Mollusken.
    I. Über das Epipodium. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1892.
    II. Über die Molluskenschale. Ibid. Bd. LV. 1892.
    III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Ibid. Vol. LXII. 1897.
52. —— Beiträge zur vergleich. Anatomie der Amphineuren. Ibid. Bd. LVIII. 1894.
53. —— Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.
54. —— Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren. Ibid. Bd. XV. 1895.
55. —— Zwei australische Solenogastres. Zool. Anz. Bd. XX. 1897.
56. —— Proneomenia thulensis. Fauna Arctica. Vol. I. 1900.
57. —— Über die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. Arch. Naturg. Beiheft. 1901.
58. —— Über die phyletische Entstehung und die Formentwicklung der Molluskenschale. Biol. Centralbl. Bd. XXI. 1901.
59. Tobler, Zur Anatomie von Parmophorus intermedius Reeve. Jenaische Zeitschr. Bd. XXXVI. 1901.
60. Vejdovský, Studien über Gordiiden. II. Diese Zeitschr. Bd. XLVI. 1888.
61. Wegmann, Contributions à l'Histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. expér. Ser. 2. Vol. II. 1884.
62. —— Notes sur l'Organisation de la Patella vulgata L. Recueil zool. Suisse. Vol. IV. 1887.
63. Willcox, Some disputed Points in the Anatomy of the Limpets. Zool. Anz. Bd. XXIV. 1901.
64. Willey, On Ctenoplana. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXIX. 1896.
65. Wirén, Studien über die Solenogastres. I, II. Kongl. Sv. Vet.-Ak. Handl. Vol. XXIV, XXV. 1892.
66. Woodward, The Anatomy of Pleurotomaria beyrichii. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLIV. 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

a, After;
bc, Cerebrobuccalkonnektiv;
bcm, Buccalkommissur;
bcn, Konnektiv zwischen vorderem und hinterem Buccalganglion;
br, Kieme;
c, Herz;
cavp, Mantelhöhle;
cc, Cerebralkommissur;
cd, dorsaler vorderer Blinddarm;
cl, Kloake;
cmp, Pedalkommissur;
cp, Cerebropedalkonnektiv;
cpl, Cerebropleuralkonnektiv;
ct, Cuticula;
da, Anfangstheil der »Kloakengänge«;
dam, unpaariger Endtheil derselben;
dc, Verbindungsgang zwischen Receptaculum seminis und Schalendrüse von Neritiden;
dp, drüsiger Theil der »Kloakengänge«;
drp, Renopericardialgang;
ds, Samenleiter;
eg, Ausführungsgang der Speicheldrüsen;

ep, Epipodium;
f, Fuß;
g, Ganglion;
gb, Buccalganglion;
gba, vorderes Buccalganglion;
gbr, Kiemenganglion;
gc, Cerebralganglion;
gi, Vorderdarmsack (Kropf);
gla, vorderes Seitenganglion;
glab, Lippenganglion;
gm, Hautdrüsen;
gma, vordere Bauchdrüse;
gmp, hintere Bauchdrüse;
gp, Hypobranchialdrüse;
gs, Speicheldrüse;
gsr, Subradularganglion;
gt, Schalendrüse;
gti, Eiweißdrüse;
gx, rechte Manteldrüse (Neritiden);
h, Leber;
i, Darm;
kb, Knorpelblase;
kn, Radulaknorpel;
lm, Längsmuskel;
m, Muskel;
mc, Mundcirren;
mcol, Spindelmuskel;
mcols, linker Spindelmuskel;
mg, Ganglien der Mundhöhle;
mh, Mundhöhle;
ml, Mundleisten;
mx, Kiefer;
n, Nerv;
nbr, Kiemennerv;
nd, rechte Niere;
neph, Niere;
npall, Mantelnerv (vom Pleuralganglion);
npi, innerer Mantelnerv;
ns, rechte Niere;
nso, deren Mündung;
nsr, Subradularnerv;
nv, Bauch-(Pedal-)strang;
o, Mundöffnung;
oe, Schlund;
osph, Osphradium;
ov, Ovarium resp. Eier;
p, Pericardium;
pall, Mantel;
palp, Palpe;
ph, Pharynx;
pht, Pharyngealtasche (vorderer Theil des Schlundes);
prost, Prostata;
r, Radula;
rs, Receptaculum seminis;
s, ventraler Quermuskel;
sm, Schlundsack;
sp, Sperma;
spa, abdominales Hakenbündel;
sr, Radulascheide;
ssr, Subradularsack;
st, Magen;
subp, subpalliales Sinnesorgan;
subr, subradulares Sinnesorgan;
t, Hoden;
trm, Transversalmuskel;
ur, Ureter;
urc, Urinkammer;
uri, innere Mündung des Ureters;
ut, Uterus;
v, Blutraum;
va, Vas afferens der Kieme;
vc, Visceralkommissur;
vd, Dorsalgefäß;
ve, Vas efferens der Kieme;
vv, Ventralgefäß.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Vorderende von *Notomenia clavigera*.

Fig. 2, 3. Hinterende desselben. Diese drei Zeichnungen sind von Prof. HADDON nach dem lebenden Thier gemacht.

Fig. 4. Dasselbe Thier konservirt, von der Seite gesehen.

Fig. 5. Theil der Oberfläche von demselben. SEIBERT III, 3.

Fig. 6*a*. Keulenförmiges Spiculum. Fig. 6*b*. Ein solches nach Hämatoxylinfärbung. SEIBERT V, 1.

Fig. 7. Querschnitt durch die »Mundhöhle«. SEIBERT III, 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Öffnung des Vorderdarmes.

Fig. 9. Querschnitt durch die vorderen Bauchganglien und den Vorderdarm; von der Cuticula ist ein Theil gezeichnet.

Fig. 10. Querschnitt durch die Speicheldrüsen.

Fig. 11. Querschnitt durch die hintere Erweiterung eines Speicheldrüsenganges und den Mitteldarm.

Fig. 12. Querschnitt durch den mittleren Theil mit den Keimdrüsen.

Fig. 13. Querschnitt durch das Pericardium und ein Receptaculum seminis.

Fig. 14. Querschnitt durch das Pericardium, die Ausführungsgänge und das Vorderende der Kloake.

Fig. 15. Querschnitt durch die Mündung des Enddarmes in die Kloake.

Fig. 16. Querschnitt durch die Mündung der Kloake und eines Ausführungsganges der Keimdrüsen. Vergr. von Fig. 8—16 wie von Fig. 7.

Fig. 17. *Proneomenia australis* in natürlicher Größe von der Seite gesehen.

Fig. 18. Vorderende desselben, Ventralansicht, vergrößert.

Fig. 19. Hautstachel. Seibert III, 3. *a*, ein solcher aus der Begrenzung der Bauchfurche. Seibert V, 1. *b*, ein solcher am dorsalen Sinnesorgan; *c*, aus der Kloakenmündung. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 20. Querschnitt durch die »Mundhöhle« und das Cerebralganglion.

Fig. 21. Querschnitt durch die Mündung der »Mundhöhle« in den Vorderdarm.

Tafel XIX.

Fig. 22. Querschnitt durch das Ende des vorderen Abschnittes des Vorderdarmes und ein Buccalganglion.

Fig. 23. Querschnitt durch die Mündung einer Speicheldrüse in den Vorderdarm.

Fig. 24. Querschnitt durch die Radula. Fig. 20—24 sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 25. Ein Radulazahn. Seibert III, 1.

Fig. 26. Querschnitt durch den vorderen Theil der Bauchrinne.

Fig. 27. Dasselbe etwas weiter hinten. Seibert III, 1.

Fig. 28. Querschnitt durch die Receptacula seminis.

Fig. 29. Ein solcher durch das Pericardium und die Ausführungsgänge.

Fig. 30. Ein solcher durch den Übergang des Vorhofes des Herzens in die Herzkammer.

Fig. 31. Ein solcher durch den Vorhof des Herzens.

Fig. 32. Ein solcher durch den Anfang der Ausführungsgänge der Keimdrüsen.

Fig. 33. Querschnitt durch den dorsalen Wulst des Enddarmes.

Fig. 34. Querschnitt durch die Mündung der Kloake.

Fig. 28—34 sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 35. Blutzelle. Seibert V, 1.

Tafel XX.

Fig. 36—45. *Proneomenia sluiteri.*

Fig. 36. Schnitt durch den äußeren Theil der Cuticula mit den Enden von Hypodermisfortsätzen. Seibert V, 1.

Fig. 37. Hautstachel. Seibert V, 1.

Fig. 38. Medianschnitt durch den oberen Theil der »Mundhöhle« mit den Cirren und bewimperten Falten. Zeiss A, 2.

Fig. 39. Sagittalschnitt durch den ventralen Theil des Vorderdarmes mit

der Radula und durch die vordere Bauchgrube mit der Mucusdrüse. Schwache Vergrößerung.

Fig. 40. Querschnitt des Thieres durch die Radula.

Fig. 41. Querschnitt durch die Radula. Seibert III, 1.

Fig. 42. Dicker Sagittalschnitt durch dieselbe. Seibert V, 1.

Fig. 43. Querschnitt durch Transversalmuskeln und die Ausbuchtungen eines Mitteldarmsackes. Seibert III, 0.

Fig. 44. Querschnitt des Thieres durch den hinteren Theil der abdominalen Stachelbündel. Schwache Vergrößerung.

Fig. 45. Frontalschnitt durch den hinteren Theil eines lateralen Nervenstranges mit Nerven zu den Eingeweidemuskeln.

Fig. 46. Schnitt durch das hintere Sinnesorgan von *Neomenia carinata*. Seibert III, 1, eben so die folgenden Figuren.

Fig. 47. Querschnitt vor der Kloakenöffnung von derselben.

Fig. 48. Querschnitt durch das Dorsalgefäß und die Längsmuskeln *md*.

Fig. 49. Schnitt durch ein Buccalganglion und den benachbarten Lateralstrang.

Tafel XXI.

Fig. 50. Querschnitt von *Chaetoderma nitidulum* durch die Mundöffnung und den Mundschild, mit den Ganglienzellmassen und den Drüsenzellen. Seibert III, 1.

Fig. 51. Querschnitt durch das Hinterende des Mundschildes und die vorderen Lappen des Cerebralganglions. Seibert I, 3.

Fig. 52. Querschnitt durch das Cerebralganglion und die ventrale Grube *gr. ci*, Gruppen von Parenchymzellen. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 53. Theil eines Schnittes durch die Radulaknorpel. Seibert V, 0.

Fig. 54. Randschüppchen von *Lepidopleurus algesirensis*. Leitz V, 3. *a*, von der Oberseite, *b*, von der Kante, *c*, von der Unterseite.

Fig. 55. Randschüppchen von *Lepidopleurus cancellatus*. Seibert III, 3. *a*, *b*, von der Oberseite, *c*, von der Kante, *d*, von der Unterseite.

Fig. 56. Schüppchen von *Lepidopleurus asellus*. Seibert III, 3. *a*, von der Oberseite, *b*, von der Kante, *c*, von der Unterseite.

Fig. 57. Schüppchen von *Trachydermon cinereus*. Seibert III, 3. *a*,*b*, von der Oberseite, *c*, von der Kante, *d*, von der Unterseite.

Fig. 58. Ebensolche von *Trachydermon variegatus*. Seibert III, 3.

Fig. 59. Spicula von *Callochiton laevis*. Seibert III, 1. *a*, *b*, von der Oberseite, *c*, von der Kante.

Fig. 60. Viertes Schalenstück von *Callochiton doriae*.

Fig. 61. Spicula von demselben. Seibert III, 1. *a*, *b*, von der Oberseite, *c*, von der Kante, *d*, von der Unterseite.

Fig. 62. Mittlere Platten eines Gliedes von der Radula von *Ischnochiton rissoi*. Seibert III, 1.

Fig. 63. Dasselbe von *Ischnochiton* (*Lepidozona*) *exaratus*. Leitz V, 1.

Fig. 64. Hälfte eines mittleren Schalenstückes von *Chiton* (*Clathropleura*) *rubicundus*.

Fig. 65. Zwei Mittelplatten (eine etwas seitlich gedreht) und Zwischenplatte von demselben. Seibert V, 1.

Fig. 66. Schüppchen von *Nuttallina* (*Middendorffia*) *cinerea*. Seibert III, 3. *a*, von der Oberseite, *b*, von der Kante, *c*, von der Unterseite.

Fig. 67. Schale von *Nuttallina* (*Middendorffia*) *simrothi*. *a*, vorderstes Stück von innen, *b*, viertes Stück, *c*, hinterstes Stück von innen, *d*, dasselbe von außen.

Fig. 68. Schüppchen von derselben Art. Seibert III, 1. *a*, *b*, von oben, *c*, von der Kante, *d*, von der Unterseite.

Fig. 69. Mittlere Platten eines Gliedes der Radula von derselben Art. Seibert V, 1.

Tafel XXII.

Fig. 70. Längsschliff durch ein mittleres Schalenstück von *Lepidopleurus cajetanus*. Seibert I, 0.

Fig. 71. Querschnitt durch das Notäum von *Callochiton doriae* mit tiefer Stacheltasche *sp*. Seibert I, 3.

Fig. 72. Fast medianer Längsschnitt durch die Kopfgegend von *Ischnochiton rissoi*. Seibert III, 1. Subradularorgan eingezogen; Schneiden der Hakenplatten abgelöst.

Fig. 73. Dasselbe von *Lepidopleurus asellus* mit vorgestrecktem Subradularorgan. Seibert, I, 1.

Fig. 74—79. Querschnitte von *Callochiton doriae*. Seibert I, 3.

Fig. 74 durch den vorderen Theil der Mundhöhle mit den Drüsensäcken und den Vorderenden der Divertikel.

Fig. 75 dicht vor der Mundöffnung durch die hinteren Buccalganglien.

Fig. 76 dicht hinter der Mundöffnung und durch die Trennungsstelle der Lateral- und Pedalstränge.

Fig. 77 durch das Subradularorgan und die Labialkommissur.

Fig. 78 durch den hinteren Theil des Subradularsackes und die Muskelbündel an den Seiten des Ösophagus.

Fig. 79 durch das Hinterende eines Zungenknorpels und die Zuckerdrüse.

Fig. 80. Querschnitt durch den Kopf von *Haliotis tuberculata* mit dem Epipodium. Schwache Vergrößerung.

Tafel XXIII.

Fig. 81. Fast medianer Längsschnitt durch den Kopf von *Haliotis varia* mit der Kopffalte *lc*. Das Vorderende der Radula ist durch das Fältchen *rf* bezeichnet. Schwache Vergrößerung.

Fig. 82. Theil der Radula aus demselben Schnitt. Seibert III, 1.

Fig. 83. Querschnitt durch die Konnektive der Cerebralganglien zu den Pleuropedalganglien und die Labialganglien von *Haliotis tuberculata*. Aus mehreren auf einander folgenden Schnitten kombinirt.

Fig. 84. Querschnitt durch die Pedalstränge mit den Anfängen der drei Arten von Nerven aus der Mitte des Körpers. Kombinirt aus einigen auf einander folgenden Schnitten.

Fig. 85. Querschnitt durch das rechte Kiemenganglion mit dem angelagerten Mantelnerv. Seibert I, 0.

Fig. 86. Querschnitt durch das linke Kiemenganglion, durch das Hinterende des Osphradiums und das subpalliale Sinnesorgan. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 87. Ähnlicher Schnitt etwas weiter nach hinten durch die Verbindung des Kiemenganglions mit der Visceralkommissur. *ho*, Grenze des Hypostracums; *po*, Ursprungsstelle des Periostracums.

Fig. 88. Querschnitt durch den Hautmuskelschlauch des Kopfes von *Haliotis varia*. Zeiss A, 2.

Fig. 89. Querschnitt durch den Eingeweidesack von *Haliotis tuberculata* (juv.) mit einer der beiden linken Lebermündungen *ho*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 90. Querschnitt durch die Nieren desselben Thieres.

Fig. 91. Ähnlicher Schnitt von *Trochus* (*Gibbula*) *cinerarius* mit der Nephridialdrüse *ng*. Seibert I, 1.

Fig. 92. Querschnitt des Columellarmuskels mit den Eingeweiden von *Turbo coronarius*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 93. Querschnitt des Kopfes von *Emarginula elongata* durch die Mundöffnung. Seibert I, 1.

Fig. 94. Fast medianer Längsschnitt durch *Fissurella rosea*, zeigt die große Ausdehnung der rechten Niere und die Lebermündung. *rdiv*, Divertikel der Radulascheide. Schwache Vergrößerung.

Tafel XXIV.

Fig. 95. Querschnitt durch das Hinterende des Stomodäums von *Emarginula elongata*. Seibert III, 0.

Fig. 96. Vorderer Theil von *Ancistromesus mexicanus* nach Abtragung der rechten Hälfte des Mantels und der Dorsalwand des Pericardiums.

Fig. 97. Vorderer Theil von *Acmaea* (*Collisella*) *viridula* nach Abtragung des Mantels und der Dorsalwand des Pericardiums.

Fig. 98. Sublingualorgan von *Ancistromesus mexicanus*, Flächenbild. Vergrößert.

Fig. 99. Dasselbe von *Helcioniscus variegatus*. Seitenansicht.

Fig. 100. Dasselbe von *Acmaea* (*Collisella*) *viridula*. Flächenbild.

Fig. 101. Sagittaler Längsschnitt desselben von *Patella coerulea*. Seibert I, 3.

Fig. 102. Sagittalschnitt desselben von *Acmaea* (*Collisella*) *digitalis*. Seibert III, 3.

Fig. 103. Zähnchen desselben von *Acmaea virginea* von vorn gesehen. Seibert V, 1.

Fig. 104. Drei innere Zwischenplatten der Radula von *Patina pellucida* aus einem Sagittalschnitt. Seibert III, 1.

Fig. 105. Gezähnte Cuticula an der Mundöffnung von *Acmaea* (*Collisella*) *digitalis*. Seibert V, 0.

Fig. 106. Querschnitt durch das Sublingualorgan, die Palpen und den Kiefer von *Acmaea testudinalis*. Seibert I, 1.

Fig. 107. Querschnitt des Kopfes von *Patina pellucida* durch den hinteren Theil der Mundöffnung und die Labialganglien. Schwache Vergrößerung.

Fig. 108. Querschnitt eines Palpus, vor dem vorigen Schnitt. Zeiss A, 2.

Fig. 109, 109*a*. Querschnitte des Kopfes von *Acmaea virginea*, der erstere durch die Mundöffnung und das Sublingualorgan, der letztere durch das Ende des Subradularsackes und die Kieme. Seibert I, 1.

Fig. 110. Querschnitt des Kopfes von *Cryptobranchia alba*. Seibert I, 1.

Fig. 111. Querschnitt der Kieme von *Acmaea* (*Collisella*) *viridula*; die Blätter sind schräg getroffen. Schwache Vergrößerung.

Fig. 112. Querschnitt durch den vorderen Theil des linken Schalenmuskels mit dem Subpallialorgan und dem inneren Mantelnerv von *Patina pellucida*.

Tafel XXV.

Fig. 113. Sagittalschnitt durch die Kieme von *Acmaea* (*Collisella digitalis*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 114. Sagittalschnitt durch die Ursprungsstelle der Kieme vom Mantel desselben Thieres.

Fig. 115. Querschnitt von *Nerita pica* durch die Mündung *og* der Deckeldrüsen *gop*. *op*. Hohlraum, in welchem der Deckel gesteckt hat. Schwache Vergrößerung.

Fig. 116. Zähnchen in der Mundöffnung desselben Thieres. SEIBERT III. 1.

Fig. 117. Linker Mantelnerv und Mantelsinnesorgan von demselben aus einem Querschnitt, der dicht hinter dem in Fig. 115 dargestellten liegt. SEIBERT I. 1.

Fig. 118. Querschnitt durch das Mantelsinnesorgan von *Scutellina cinnamomea*. SEIBERT III, 1.

Fig. 119. Querschnitt durch die Mündung des Receptaculum seminis und den Uterus von *Nerita pica*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 120. Etwas weiter hinten gelegener Querschnitt derselben Theile. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 121. Konkremente aus dem Uterus. *a*. Jugendstadium eines solchen. SEIBERT V, 1.

Fig. 122. Querschnitt durch die Nierenöffnung und den vorderen Ast des Receptaculum seminis desselben Thieres. Vergrößerung wie Fig. 119.

Fig. 123. Querschnitt durch das Ende des Receptaculum seminis und die Mündung des Verbindungsganges in den Drüsengang. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 124. Querschnitt des Ureters mit der Mündung des Renopericardialganges in die Niere unweit hinter dem in Fig. 122 dargestellten Schnitt. SEIBERT I. 1.

Fig. 125. Theil eines Querschnittes durch den Verbindungsgang zwischen Receptaculum seminis und Drüsengang. SEIBERT III, 0.

Fig. 126. Querschnitt des Drüsenganges mit dem Uterus und dem Receptaculum seminis von *Navicella parva* ♀. Schwache Vergrößerung.

Fig. 127. Querschnitt derselben durch die Mündung des Verbindungsganges in die Schalendrüse mit der Erweiterung *amp* und durch den Renopericardialgang. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 128. Weiter hinten geführter Querschnitt durch das Hinterende des Receptaculum seminis und die Erweiterung des Pericardiums. Dieselbe Vergr.

Fig. 129. Geißelzellen aus dem Renopericardialgange desselben Thieres. SEIBERT V, 1.

Fig. 130. Querschnitt durch die rechte Seite des Kopfes von *Navicella suborbicularis* ♂ mit dem Kopulationsorgan *cop*. *tent*, Tentakel. Schwache Vergrößerung.

Fig. 131. Dasselbe weiter hinten.

Fig. 132. Querschnitt durch die Einmündung des Samenleiters in die Prostata desselben Thieres. Schwache Vergrößerung.

Tafel XXVI.

Fig. 133. Querschnitt durch das Receptaculum seminis und die Schalendrüse dicht hinter ihrer Mündung von *Scutellina cinnamomea*. *vag*. Vagina. Schwache Vergrößerung.

Fig. 134. Weiter hinten geführter Querschnitt durch den Anfang des Verbindungsganges zwischen Receptaculum seminis und Schalendrüse. *div*, Divertikel. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 135. Querschnitt durch die Einmündung des Samenleiters in die Prostata und durch die Manteldrüse von *Helicina japonica* ♂. Schwache Vergr.

Fig. 136. Schnitt durch Oviduct und Receptaculum seminis von *Ianthina communis*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 137. Querschnitt durch die Cerebral- und Pedalganglien *gp* und durch die Fußhöhle *carped* von *Cadulus propinquus*. Zeiss A, 2.

Fig. 138. Schale einer kleinen *Arca noae* mit dem Ligament. Vergrößert.

Fig. 139. Ligament einer *Arca lactea*. Vergrößert.

Fig. 140. Schale einer *Arca tetragona*. Wenig vergrößert.

Fig. 141 *a*, *b*. Schale einer *Arca noae* und einer jungen *Avicula tarentina* in Seitenansicht.

Fig. 142. Medianer Durchschnitt einer *Arca noae*. Etwas vergrößert. *abd*, abdominales Sinnesorgan; *byss*, Byssus; *gp*, Pedalganglion; *gpa*, vordere Fußdrüse; *gr*, Byssusdrüse; *maa*, vorderer Schalenschließer; *map*, hinterer Schalenschließer; *mrpa*, vorderer Fußretraktor; *mrpp*, hinterer Fußretraktor.

Fig. 143. Querschnitt eines Cerebralganglions und des adoralen Sinnesorgans *ado* von *Nucula nucleus*. *ml*, Mundlappen. Zeiss A, 2.

Fig. 144. Sagittalschnitt durch ein adorales Sinnesorgan von *Arca tetragona*. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 145. Frontalschnitt durch die linke Hälfte von *Arca lactea* mit dem Auge *oc* am inneren Mundlappen *ml*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 146. Das Auge stärker vergrößert. Zeiss D, 2.

Fig. 147. Schrägschnitt des Hautmuskelschlauches von *Arca tetragona* neben den hinteren Fußretraktoren *mrp*. *e*, Oberfläche; *1—4*, die vier Faserrichtungen des Hautmuskelschlauches; *a*, Richtung der Dorsallinie. Seibert III, 1.

Fig. 148. Dorsalansicht von *Arca noae*, links das Pericardium, rechts die Niere injicirt. *mbr*, Kiemenmuskel; *maa*, *map*, *mrpa*, *mrpp* wie in Fig. 142.

Fig. 149. Schnitt durch den hinteren Fußretraktor von *Arca barbata*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 150. Querschnitt der hinteren Ganglienmasse von *Arca noae*. *gv*, Visceralganglion; *gpar*, Parietalganglion.

Tafel XXVII.

Fig. 151 *a*, *b*. Der mittlere Theil des Darmes mit der Leber von *Arca noae* in Ventral- und Dorsalansicht.

Fig. 152. Querschnitt durch die Mündung der Keimdrüse *go* und den Anfang des Renopericardialganges von *Arca tetragona*.

Fig. 153. Querschnitt durch die Nierenmündung *no* und das Ende des Renopericardialganges derselben.

Fig. 154. Querschnitt von *Nucula nucleus* durch Herz, Pericardium und Nieren.

Fig. 155. Querschnitt durch die vordere Buccalkommissur von *Diopatra neapolitana*. Schwache Vergrößerung.

Fig. 156. Querschnitt derselben durch die Palpen an der Mundöffnung und das erste Segment: die beiden dorsalen Löcher sind die Hinterenden der Einschnürung vor dem letzteren. *n*, Nerv zum Cirrus dieses Segmentes.

Fig. 157. Querschnitt durch die Mundöffnung. *lab*, Unterlippe; *lr*, Oberkieferfalte; *li*, ventral davon gelegene Falte; *n*, Nerv wie in voriger Figur.

Fig. 158. Querschnitt durch den Pharynx. *lr*, *li*, *n* wie in voriger Figur: *ls*, papillöse Falte zwischen Oberkiefer und Schlund; *mx*, Unterkiefer; *g*, Drüsenmasse in der Unterlippe; *n,,* ventraler Nerv des ersten Segmentes vom Konnektiv zwischen Cerebralganglion und Bauchmark.

Fig. 159. Querschnitt durch das Hinterende der Kiefersäcke. *r*, Oberkiefer; *n*, Ösophagealnerv vom Buccalganglion; *nv*, seitliches, *nm*, medianes Konnektiv zwischen den Bauchmarkganglien; *g*, Parapodialdrüsen.

Fig. 160. Querschnitt weiter hinten durch den Anfang des Mitteldarmes, mit den Transversalmuskeln.

Fig. 161. Theil eines Frontalschnittes derselben. Mitteldarmsäcke.

Fig. 162. Querschnitt eines Dorsalgefäßes mit dem umgebenden Bindegewebe. LEITZ V, 1.

Fig. 163. Frontalschnitt der Dorsalgefäße, weiter hinten.

Fig. 164. Querschnitt durch die Mundöffnung von *Saccocirrus* sp. SEIBERT III, 1.

Fig. 165. Dicht dahinter geführter Querschnitt. *ph*, Pharyngealtasche; *lr*, Fortsetzung der Palpen.

Fig. 166. Etwas weiter hinten geführter Querschnitt.

Inhalt.

Seite
Beiträge zur Kenntnis der Solenogastren 250
    Notomenia clavigera 250
    Proneomenia australis 255
    Proneomenia sluiteri 261
    Neomenia carinata 270
    Chaetoderma nitidulum 273
Die phyletische Stellung von Neomenia und Chaetoderma 276
Zur Systematik und Phylogenie der Chitoniden 279
Vergleich zwischen Solenogastren und Chitoniden 297
Die ältesten Gastropoden 320
Vergleich zwischen Gastropoden und Chitonen 357
Die primitivsten Lamellibranchien 376
Vergleich zwischen Gastropoden und Lamellibranchien 388
Die Beziehungen der Chitonen zur Urconchifere 402
Die Beziehungen der Solenogastren zum Urmollusk 406
Verwandtschaftliche Beziehungen der Solenogastren zu den »Würmern« . 409
Die Phylogenie des Molluskenstammes 433
Verzeichnis der citirten Litteratur 456
Erklärung der Abbildungen 458

Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von Amia und Lepidosteus[1].

Von

K. E. Schreiner

(Christiania).

Mit Tafel XXVIII und XXIX, 17 Figuren und 3 Schemata im Text.

Einleitung.

Nach seinen bahnbrechenden embryologischen Untersuchungen gelangt Froriep (IV, 1883, 1886) zu dem Resultate, dass am Kopfskelet der Wirbelthiere zwei Abschnitte zu unterscheiden sind: ein präspinaler (cerebraler oder branchialer) und ein spinaler. Die Grenze dieser beiden Abschnitte wird in den lateralen Gebieten durch die Austrittsöffnung des Vagus bestimmt. Nur der spinale Abschnitt repräsentirt den zweifellos vertebralen Theil des Schädels. Er geht, wie entwicklungsgeschichtlich nachweisbar, aus der Umwandlung von Wirbelanlagen hervor, welche ontogenetisch und phylogenetisch in caudaler Richtung fortschreitet, dabei aber mit einer Reduktion der cranialwärts vordersten Anlagen verbunden ist. Ein ähnlicher Aufbau des präspinalen Abschnittes ist nicht nachweisbar und so ist »die Occipitalregion von dem gesammten übrigen Kopfgebiet fundamental verschieden« (V, 1887, p. 817).

---

[1] Vorliegende anspruchslose Untersuchungen wurden im Sommersemester 1900 im vergleichend-anatomischen Laboratorium des anatomischen Instituts zu Würzburg ausgeführt, wo ich nach Anregung des Herrn Professor Dr. Braus an einem mir von ihm freundlichst überlassenen Material die Occipitalregion von erwachsenen Exemplaren von *Amia* und *Lepidosteus* untersuchte. Die Resultate sind unten referirt und haben, wie der orientirte Leser sehen wird, nicht viel Neues gebracht. Mehr Interesse gewannen diese Untersuchungen, als mir von den Herren Professor Dr. H. Virchow in Berlin und Prosektor Dr. Sobotta in Würzburg mehrere Embryonen von denselben Fischen in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurden. Ich erlaube mir an dieser Stelle Sr. Excellenz Herrn Geheimrath v. Kölliker für den mir überlassenen Platz in seinem Laboratorium, den oben erwähnten drei Herren für ihre freundliche Unterstützung meinen besten Dank auszusprechen.

Es war ursprünglich mein Plan, diese Untersuchungen auch auf die Knochenfische auszudehnen. Mittlerweile wurde aber meine Zeit durch andere Arbeiten in Anspruch genommen, und da ich einsah, dass es mir in mehreren Jahren nicht möglich sein werde, diese Untersuchungen wieder aufzunehmen, entschied ich mich meine Resultate jetzt zu veröffentlichen in der Hoffnung, dass sie unsere Kenntnisse zu diesem Gegenstande etwas zu erweitern doch im Stande sein werden.

Seit jener Zeit, da Froriep diese Meinung aussprach, ist eine ganze Menge von Arbeiten über die Craniogenese erschienen, Repräsentanten der verschiedenen Wirbelthierklassen sind aufs genaueste untersucht worden. An der Richtigkeit der Auffassung Froriep's über den Aufbau des Schädels haben diese Arbeiten bis jetzt nicht gerüttelt.

Haben so alle späteren Untersuchungen nicht vermocht, uns irgend eine sichere Erklärung über den phylogenetischen Aufbau des präspinalen Kopftheiles zu geben, so haben sie andererseits eine reiche Fülle von interessanten Beobachtungen über den Aufbau des spinalen Kopfabschnittes bei den verschiedenen Wirbelthierklassen gebracht. Vor Allem aber haben hier die Schädel der Fische die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt wegen der — schon seit langer Zeit bekannten — Assimilationsvorgänge in ihrer Occipitalregion.

Unter den Fischen wieder haben sich besonders die Knochenganoiden als sehr werthvolle und für das Verständnis der Verhältnisse bei den Knochenfischen wichtige Untersuchungsobjekte gezeigt.

Unten wollen wir nun genauer die Occipitalregion von *Amia* und *Lepidosteus* betrachten und die wichtigsten früheren Untersuchungen über dieselbe berücksichtigen; wir haben uns dann klar zu stellen, welche Fragen die jetzigen Verhältnisse in dieser Region dem Untersucher aufdringen müssen und schließlich, in wie weit die ontogenetischen Vorgänge dieselben zu beantworten im Stande sind.

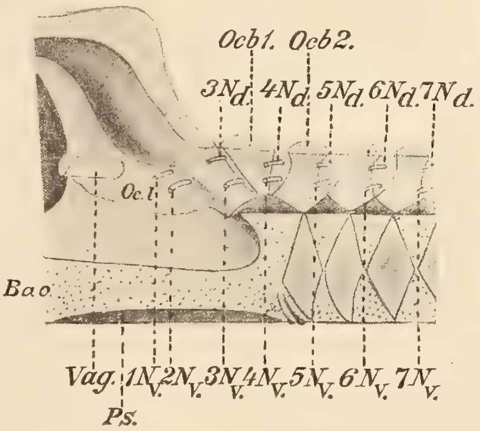
A. Der Bau der Occipitalregion.

I. Eigene Untersuchungen.

Amia calva.

In Textfig. 1 ist die rechte Hälfte der Occipitalregion einer erwachsenen *Amia*, von innen gesehen, in natürlicher Größe dargestellt.

Wie schon allen früheren Untersuchern auch aufgefallen ist, weist das Basioccipitale (*Bao*), welches stark in die Länge gezogen ist, ein eigenthümliches Verhalten auf. Während nämlich der proximale Theil desselben schalenförmig ausgehöhlt ist, erinnert der Bau seiner distalen Partie an den der Wirbelkörper. Dieser Theil besitzt die gleiche Höhe wie die Wirbelkörper, und ist gegen den ersten Wirbel ausgehöhlt. Die lateralen Partien seiner dorsalen Fläche sind von Knorpelgewebe bedeckt. Dieses bildet jederseits drei Artikulationsfacetten, welche die Verbindung dieses Theiles des Basioccipitale proximalwärts mit dem hinteren Stücke des Occipitale laterale (*Oc.l*), distalwärts mit zwei freien Bogen vermitteln. Von diesen zwei Bogen — den Occipitalbogen (*Ocb*) von SAGEMEHL (s. unten) — sehen wir, dass der proximale (*Ocb.1*) eine dreieckige Form besitzt und nur mit seiner ventralen Spitze sich dem Basioccipitale anlegt. Der distale Occipitalbogen (*Ocb.2*) zeigt den gleichen Bau und dasselbe Verhalten wie die folgenden Wirbelbogen. Mit einander sind die zwei Occipitalbogen durch straffes Bindegewebe verbunden. Der Abstand zwischen dem ersten und zweiten Occipitalbogen ist nahezu so groß wie der Abstand zwischen den folgenden Wirbelbogen; der vordere Occipitalbogen liegt mit seinem proximalen Rande dem Occipitale laterale sehr nahe. Zwischen letzterem und dem ersten Occipitalbogen tritt ein Spinalnerv (*3N*) mit seinen zwei Wurzeln aus dem Spinalkanal heraus, dasselbe ist auch zwischen den zwei Occipitalbogen der Fall (*4N*).



Textfig. 1.

Durch eine Sutur wird beiderseits das Basioccipitale mit dem paarigen Occipitale laterale (*Oc.l*) verbunden. Während die proximale Partie des letzteren wie der entsprechende Theil des Basioccipitale nach innen konkav ist, zeichnet sich auch hier die distale Partie durch ihren eigenartigen Bau aus. Letztere zeigt nämlich eine dreieckige Verdickung, welche mit ihrer Spitze proximalwärts und gleichzeitig nach oben und außen gerichtet ist und mit ihrer Basis durch die oben erwähnte Gelenkfacette mit dem hinteren Theile des Basioccipitale verbunden wird. Dieser dreieckige Theil des Occipitale laterale zeigt gegen die Schädelhöhle eine konvexe Fläche. Gegen die proximalwärts gelegene Partie des Occipitale laterale ist derselbe recht deutlich abgegrenzt, seine ventrale vordere Ecke wird durch die oben erwähnte Sutur mit dem Basioccipitale verbunden. Der dorsal von dieser dreieckigen Partie gelegene Theil des Occipitale laterale ist schwach konkav wie die entsprechenden Theile der Occipitalbogen und durch eine leicht vorspringende Kante, welcher auf der äußeren Seite des Schädels eine kleine Furche entspricht, von dem proximalen Theile des Occipitale laterale getrennt.

Mit sehr großer Deutlichkeit tritt dieser Unterschied zwischen dem proximalen und distalen Theile des Occipitale laterale hervor, wenn man die eine Hälfte des sagittal durchschnittenen und präparirten Schädels gegen das Licht betrachtet. Der ganze proximale, ausgehöhlte Theil erscheint dann gelblich und in mäßigem Grade durchscheinend, der dreieckige Theil ist vollständig undurchsichtig wie die ventralen, in den Spinalkanal vorgewölbten Partien der Occipital- und Wirbelbogen. Die dorsal von dem dreieckigen Theile gelegene Partie des Occipitale laterale endlich zeigt im Gegensatz zum letzteren und zu dem proximalen Theile dieses Knochens ganz wie die dorsalen Theile der Wirbelbogen eine homogene, bläulichweiß durchschimmernde Farbe.

Unmittelbar an dem proximalen Rande der dreieckigen, hinteren Partie des Occipitale laterale tritt in der Höhe der ventralen Wurzeln der Spinalnerven ein Nerv ($2 N_v$) aus dem Schädel heraus; eine entsprechende dorsale Wurzel besitzt dieser Nerv nicht. Proximal von diesem Nerven zwischen demselben und dem Vagus durchsetzt ein bedeutend feinerer Nerv ($1 N_v$) das Occipitale laterale. Auch dieser besitzt keine dorsale Wurzel. Diese zwei Nerven repräsentiren die »Occipitalnerven« von Sagemehl und Allis (s. unten).

Ehe wir nun die innere Fläche der Schädelhöhle verlassen, wollen wir auch einen Blick auf die dem Schädel sich am nächsten anschließenden Wirbelkörper werfen.

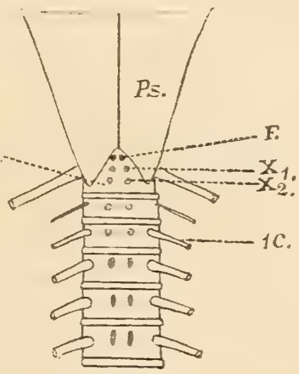
Die Wirbelkörper von *Amia* besitzen, wie schon lange bekannt, an Schnitten durch ihre Mitte Sanduhrform und zeigen jeder eine obere und eine untere dreieckige Hälfte. Vom vierten Wirbel an sind an den beiden von mir untersuchten Exemplaren diese beiden Hälften der Wirbelkörper ganz regelmäßig symmetrisch und einander vollkommen kongruent. Die proximal von dem vierten folgenden Wirbelkörper weisen ein etwas anderes Verhalten auf. Die Länge derselben nimmt nach vorn ab und, wie aus Textfig. 1 hervorgeht, besitzt die untere Hälfte sowohl des ersten wie des zweiten Wirbelkörpers an der Schnittfläche nach vorn gebogene Kontouren.

An einem anderen Exemplare zeigte die proximale Fläche der oberen Hälfte des ersten und zweiten Wirbelkörpers eine nur geringe Spur von Aushöhlung. An der Schnittfläche waren der Mitte der Wirbelsäule entsprechend die proximalen Grenzlinien der zwei ersten Wirbelkörper ungefähr vertikal auf der Längsachse der letzteren gestellt, während die unteren Partien derselben nach vorn leicht gebogen erschienen. Der proximale Theil der Wirbelsäule sah hierdurch noch mehr zusammengedrängt aus, als das mit der entsprechenden Partie des in Textfig. 1 dargestellten Schädels der Fall ist.

An der Figur bemerkt man kurz proximal von der hinteren Grenzlinie des Basioccipitale zwei dunklere Streifen im Knochengewebe. Wir kommen weiter unten auf diese zurück.

Wie die Wirbelkörper, so zeigen auch die zwischen denselben eingeschlossenen Chordareste nach vorn zu ein etwas anderes Verhalten als hinten. Dieselben bestehen weiter nach hinten aus einem lockeren, gelatinösen, centralen Theile und einem derben, dünnen, peripherischen. Vom vierten Wirbel an wird nach vorn zu der centrale Theil allmählich kleiner, der äußere dagegen nimmt entsprechend zu, und so sehen wir, dass das Basioccipitale mit dem ersten Wirbelkörper durch ein vorwiegend derbes und faseriges Gewebe verbunden ist.

In Textfig. 2 ist die Occipitalregion in ventraler Ansicht halb schematisch dargestellt.



Textfig. 2.

Das Basioccipitale (*Bao*) wird von den beiden Parasphenoidknochen (*Ps*) bedeckt, welche bis nahe an die Zwischenscheibe zwischen dem Basioccipitale und dem ersten Wirbelkörper reichen. Nach vorn liegen die beiden Knochen in der Mittellinie einander direkt an, distalwärts weichen sie etwas aus einander und lassen eine dreieckige Partie des Basioccipitale unbedeckt, in welcher am meisten proximal zwei kleine Öffnungen (*F*) sichtbar sind, die beide in Kanäle führen, welche an der äußeren Fläche des Basioccipitale ausmünden. Durch diese Kanäle verlaufen zwei Arterien.

Hinter diesen beiden Foramina liegen zwei Paare kleiner, rundlicher Knorpelstücke (x_1 und x_2) dem Knochen an; ganz gleiche Knorpelstückchen bemerken wir auch an der ventralen Fläche jeder der drei folgenden Wirbelkörper. Vom vierten Wirbel an nehmen dieselben an Länge etwas zu, werden dabei schmäler, vom sechsten

Wirbel an bilden sie zwei feine zu einander parallel verlaufende Knorpelleisten.

Diese Knorpelstückchen scheinen also für die Wirbelkörper charakteristische Bildungen zu repräsentiren.

Sagemehl (s. unten) hat diese Knorpelstückchen zuerst beschrieben. Er fand an der ventralen Fläche des Basioccipitale nur ein Paar von solchen. An einem viel größeren Schädel als der oben beschriebene sah auch ich nur ein Paar.

Macht man nach Dekalcinirung eines Wirbels Querschnitte durch denselben, so sieht man, dass die kleinen nach außen konvexen Knorpelstückchen auch ein Stück in das Innere des Wirbels hineinreichen, und von ihrem Ende zieht als eine direkte Fortsetzung derselben ein feiner Knochenkegel weiter gegen das Centrum des Wirbelkörpers. Dieser Kegel hebt sich am Schnitte von dem umliegenden Knochengewebe dadurch ganz deutlich ab, dass seine Markräume viel größer sind als die des letzteren und eine regelmäßig kubische Form besitzen.

Untersucht man nun in ähnlicher Weise Sagittalschnitte durch das Basioccipitale, so findet man hier das gleiche Verhalten der hier gelegenen Knorpelstückchen; auch diese setzen sich je in einen Knochenkegel ins Innere fort, welche von einander durch ein viel dichteres Knochengerüst getrennt sind. Der proximale dieser Kegel ist schmäler als der distale und reicht nicht so weit in den Knochen hinein wie letzterer. Beide Kegel verlaufen nicht gerade dorsalwärts, sondern sind mit ihren oberen Spitzen nach vorn gekehrt. Diese Kegel sind es, welche an der Schnittfläche (vgl. Tegtfig. 1) die oben erwähnten, schon mit bloßem Auge wahrnehmbaren Streifen im distalen Theile des Basioccipitale bilden. Dass wir dort die entsprechenden Bilder nicht auch in den Wirbelkörpern sahen, beruht darauf, dass die letzteren genau in der Mittelebene durchgesägt sind, das Basioccipitale dagegen etwas nach der Seite, wo sich eben die Knorpelstückchen befinden.

Ein bestimmtes Urtheil über den Ursprung und die Bedeutung dieser Knorpelstückchen ist vorläufig schwer zu äußern. Nach ihrem Verhalten sind sie, wie auch Allis (I, 1897) annimmt, wahrscheinlich mit denjenigen Knorpelstreifen zu vergleichen, welche man bei *Calamoichthys calabaricus* ventral von den Basalstümpfen vorfindet, und welche von Göppert (VIII, 1895 p. 15) zuerst abgebildet sind. In unserer Beschreibung der Entwicklung der Occipitalregion kommen wir unten noch einmal auf diese Bildungen zurück.

An beiden der von mir untersuchten erwachsenen Exemplaren von *Amia* schließt sich das erste Paar von Rippen dem zweiten Wirbelkörper an. Dieses Paar ist feiner und kürzer als die folgenden. Der erste Wirbel trägt keine Rippen; an demselben befestigt sich beiderseits in der Höhe der Rippen eine nicht sehr starke Sehne, welche mit der ersten Rippe durch eine Bindegewebslamelle verbunden wird. Eine viel dickere, rundliche Sehne nimmt von der lateralen Seite des distalen Theiles des Basioccipitale ihren Ursprung und verläuft gegen den Schultergürtel. Die medialen Bündel dieser Sehne sind auch an der ventralen Fläche des Basioccipitale befestigt und werden von dem Parasphenoid überdeckt. Der erste Untersucher, welcher diese Sehne erwähnt, ist meines Wissens VAN WIJHE (XV, 1882), er hält dieselbe für das Homologon einer Rippe.

Es bleibt uns jetzt noch übrig dieser kurzen Beschreibung der Occipitalregion der erwachsenen *Amia* zuzufügen, dass der distale Theil des Basioccipitale bis zu der Austrittsöffnung der oben erwähnten Arterie, auch von außen betrachtet ganz die Form eines langen Wirbelkörpers aufweist.

Lepidosteus osseus.

Einen Sagittalschnitt durch die Occipitalregion von *Lepidosteus* sehen wir in Fig. 17 wiedergegeben. Auch die vier ersten Wirbel sind hier dargestellt. Die letzeren besitzen alle eine konvexe proximale und eine konkave distale Gelenkfläche, welche von einer dünnen Knorpellage überzogen sind. Die Länge der Wirbelkörper nimmt in der proximalen Partie der Wirbelsäule, wie auch bei *Amia*, vom ersten Wirbel an nach hinten zu. So finde ich die Länge der ersten sieben Wirbelkörper des von mir untersuchten Exemplares folgendermaßen:

Erster Wirbel	5,5 mm
Zweiter »	6,75 »
Dritter »	7,75 »
Vierter »	8,00 »
Fünfter »	9,00 »
Sechster »	9,00 »
Siebenter »	9,00 »

Mit den Wirbelkörpern sind die Wirbelbogen synostotisch verbunden. Sie besitzen eine breite Form, ihre innere Fläche ist von dem vorderen bis zum hinteren Rande leicht konvex. Nach dem

Schädel zu nimmt auch die Breite der oberen Bogen mit der Verkürzung der Wirbelkörper ab. Die Bogen sind mit einander durch derbes Bindegewebe verbunden, durch welches die Spinalnerven mit ihren beiden Wurzeln aus dem Spinalkanal treten. Von dieser Regel macht die ventrale Wurzel des zwischen erstem Wirbelbogen und Occipitale laterale austretenden Spinalnerven eine Ausnahme, indem dieselbe, wie aus der Figur hervorgeht, den ventralen Theil der distalen Partie des Occipitale laterale durchbricht.

Der erste Wirbelkörper trägt das erste Paar von Rippen.

Es ist nun auffallend, in wie hohem Maße der distale Theil des Schädels einem Wirbel ähnlich sieht. Diese Partie des Occipitale laterale ist wie ein Wirbelbogen gebaut, die entsprechende Partie des Basioccipitale aber wie ein Wirbelkörper. Wie die Wirbelbogen mit den Wirbelkörpern ist auch der distale Theil des Occipitale laterale mit dem Basioccipitale synostotisch verbunden. Zwischen diesem distalen Theile des Occipitale laterale und dem proximalen Theile desselben Knochens bemerkt man eine Sutur, diese erreicht aber dorsalwärts, wie es aus der Figur hervorgeht, nicht die Mittellinie.

In der Mitte der inneren Fläche von dem wie ein Wirbelbogen aussehenden Theile des Occipitale laterale verläuft eine kleine Furche in dorso-ventraler Richtung. In der mittleren Partie dieser Furche ist ein kleines Loch gelegen, durch welches die ventrale Wurzel eines wie ein Spinalnerv sich verhaltenden Nerven ($4\,N$) den Spinalkanal verlässt. In der dorsalen Verlängerung dieser Furche ist ein anderes Loch für die dorsale Wurzel des gleichen Nerven gelegen. Durch die oben erwähnte Sutur, welche diesen Theil des Occipitale laterale von dem proximalen abgrenzt, tritt kein Nerv aus, in ihrer dorsalen Verlängerung dagegen eine dorsale Wurzel. Die Austrittsöffnung der ventralen Wurzel ($3\,N_v$) desselben Nerven ist etwas mehr proximalwärts gelegen. Noch weiter proximalwärts sehen wir drei Nervenwurzeln das Occipitale laterale durchbohren: die beiden distalen derselben ($2\,N_v$ und $2\,N_d$) bilden die ventrale und dorsale Wurzel eines wie ein Spinalnerv gebauten Nerven, der proximalen, welche eine ventrale Wurzel darstellt ($1\,N_v$) und schwächer ist als die distalwärts folgenden, entspricht keine dorsale Wurzel. Durch das Loch, welches man dorsal von diesem Nerven in dem Knochen bemerkt, verläuft ein Gefäß.

Betrachten wir nun das Basioccipitale, so sehen wir, dass seine distale, dem ersten Wirbel zugekehrte Fläche schalenförmig ausgehöhlt ist wie die distalen Theile der Wirbelkörper, und dass weiter diejenige Partie dieses Knochens, welche dem einem Wirbelbogen ähnlich sehenden Theile des Occipitale laterale entspricht, an einem Sagittalschnitte den gleichen festen, dichten Bau mit kleinen und wenigen Markräumen aufweist wie die Wirbelkörper. Dieser Theil besitzt darum eine bläulich-weiße Farbe, während der proximale Theil des Knochens zahlreiche Markräume besitzt und an dem Schnitte darum mehr gelblich erscheint.

Die ventrale Fläche des Basioccipitale wird von den zwei Parasphenoidknochen ganz bis zu der Gelenkfläche gegen den ersten Wirbel bedeckt. Lateralwärts springen die Parasphenoidknochen flügelförmig hervor und werden durch eine ligamentöse Membran mit dem ersten Paar der Rippen verbunden.

Die bei *Amia* oben beschriebenen Knorpelstücke an der basalen Fläche des Basioccipitale und der Wirbelkörper vermisse ich bei *Lepidosteus*.

II. Frühere Untersuchungen.

Amia calva.

Von den ersten Untersuchungen über die Osteologie des *Amia*-Kopfes sehe ich ab und verweise auf die Litteraturübersicht in FÜRBRINGER's (VI. 1897) Arbeit. Hier erwähne ich zuerst die Arbeit von BRIDGE (III. 1877), welche nur das Kopfskelett selbst behandelt. Was die Occipitalregion betrifft, die uns hier interessirt, so meint BRIDGE aus dem Vorhandensein zweier Neurapophysen, die über den hinteren Theil des Basioccipitale liegen, schließen zu können, dass wenigstens zwei Wirbelkörper sich dem Basioccipitale angegliedert haben. Wie schon erwähnt, macht BRIDGE keine Angaben über die Nerven und die anderen Weichtheile. An seiner Fig. 5 bemerkt man ein Loch zwischen den zwei Occipitalbogen, und eben so ein im ersteren derselben, wahrscheinlich repräsentiren diese die Austrittsöffnungen der oben geschilderten und als *3N* und *4N* an der Textfig. 1 bezeichneten Nerven.

Nach VAN WIJHE (XV. 1882) folgen bei *Amia* »auf den Vagus drei Nerven, von denen der vordere sehr fein ist. Bald legen sie sich einander an und kreuzen die Vorderseite eines cylindrischen Ligamentes, das am oberen Ende des primären Knochens des Schultergürtels befestigt ist, und am Occipitale basilare, unter dem hinteren der beiden von diesem Knochen getragenen Wirbelbogen entspringt« (p. 89—90). Die drei Nerven treten aus Öffnungen, welche ungefähr in einer Linie mit dem Vagusloch liegen. Die Öffnung für den ersten, den der Autor für eine untere Vaguswurzel hält, und welcher dem von uns als $2N_r$ bezeichneten entspricht, wird von dem Occipitale laterale ganz umschlossen; die für den zweiten liegt zwischen dem Occipitale laterale und dem ersteren der beiden Wirbelbogen, welche von dem Basioccipitale getragen werden; die für den dritten befindet sich zwischen diesen beiden Wirbelbogen. Die beiden letzteren Nerven besitzen zwei Austrittsöffnungen. Bei dem letzteren der drei Nerven nahm der Autor ein Ganglion wahr.

Eine Bestätigung und Erweiterung der Angaben von Bridge lieferte die Arbeit von Sagemehl (XI, 1884).

Die von Bridge beschriebenen, dem Basioccipitale aufsitzenden Bogen, nennt Sagemehl die Occipitalbogen. Zwischen dem Vagus und dem ersten Spinalnerven treten drei nach dem Typus der Spinalnerven gebaute, dem Hinterhaupte angehörige Nerven heraus. Diese Nerven, welche den von uns als *2, 3* und *4N* bezeichneten entsprechen, werden von Sagemehl Occipitalnerven genannt. Das Verhalten derselben schildert Sagemehl in ähnlicher Weise wie van Wijhe (s. oben). Aus dem Umstande, dass dem Basioccipitale diskrete obere Bogen aufsitzen, zwischen welchen nach dem Typus der Spinalnerven gebaute Nerven austreten, schließt Sagemehl wie Bridge, dass es als sicher angesehen werden kann, dass sich bei *Amia* zwei Wirbel dem Schädel assimilirt haben. Die Frage ist aber nach Sagemehl, ob man den ersten, schwachen und einer dorsalen Wurzel entbehrenden Occipitalnerven als einen reducirten Spinalnerven aufzufassen hat. Nach dem peripherischen Verlaufe dieses Nerven meint der Autor, dass derselbe nur als ein zurückgebildeter diskreter Spinalnerv aufzufassen ist, und dass man darum bei *Amia* zum mindesten drei dem Cranium assimilirte Wirbel annehmen muss. Die Möglichkeit, dass die ursprüngliche Zahl dieser Wirbel eine größere gewesen ist, hält Sagemehl für durchaus nicht ausgeschlossen. Als Erster macht Sagemehl auf den oben beschriebenen Unterschied an Dicke aufmerksam, welcher zwischen dem distalen Theile des Occipitale laterale, vor welchem die von ihm als der erste Occipitalnerv bezeichnete ventrale Wurzel (vgl. Textfig. 1, $2N_v$) austritt, und dem proximalen Theile dieses Knochens besteht. Dieser verdickte Theil entspricht nach Sagemehl sowohl seiner Form als seiner Lage nach einem dritten, vordersten, mit dem Occipitale laterale verschmolzenen halben Occipitalbogen. Sagemehl ist auch der Erste, der die kleinen Knorpelstückchen an der ventralen Fläche des Basioccipitale zwischen den beiden Parasphenoidknochen gesehen hat (vgl. seine Fig. 2 u. 6 *x*). Er beschreibt nur ein Paar von solchen, welches dem Knochen nach seinen Angaben ganz oberflächlich aufliegt. Da er ähnliche Knorpelstreifen an jedem Wirbelkörper findet, sieht er in diesem Befunde noch eine weitere Stütze für seine Auffassung über die Entstehung des distalen Theiles des Basioccipitale. Die Deutung dieser knorpeligen Gebilde kann Sagemehl nicht geben. Nach seiner Auffassung wird die Konkrescenz der Wirbelkörper mit dem Cranium durch eine Ausdehnung des Parasphenoid nach hinten hervorgerufen.

Nach seinen Untersuchungen an einem Skelett von *Amia* schließt sich Sewertzoff (XIII, 1895) Sagemehl vollkommen an.

Eine sehr genaue Beschreibung der Occipitalregion von *Amia* lieferte Allis (I, 1897). Proximalwärts von dem ersten Occipitalnerven von Sagemehl, zwischen diesem und Vagus gelang es Allis eine feine ventrale Nervenwurzel nachzuweisen, die von den früheren Untersuchern übersehen war, und welcher eben so wenig wie der distalwärts folgenden eine diskrete dorsale Wurzel zukommt. Die diesen ventralen Wurzeln — den Occipitalnerven von Allis — entsprechenden dorsalen scheint der Autor geneigt im Vagus suchen zu wollen. Wie ich selbst, findet Allis an der ventralen Fläche des Basioccipitale zwei Paare der von Sagemehl zuerst beschriebenen Knorpelstückchen. (Bezüglich der Untersuchungen von Allis über die Entwicklung der Occipitalregion siehe weiter unten.)

In seiner Arbeit über die spino-occipitalen Nerven (VI, 1897) behandelt Fürbringer nicht das Kopfskelett selbst, liefert aber einen Sagittalschnitt durch den Schädel von *Amia*, welcher mit dem von mir in Textfig. 1 abgebildeten eine erhebliche Übereinstimmung aufweist. Er findet unabhängig von Allis die gleiche Zahl und das gleiche Verhalten der Nerven wie dieser. Fürbringer's Nerv »z« ist mit dem von mir als »$1N_v$« bezeichneten identisch[1].

In neuerer Zeit beschreibt Braus (II, 1900) die gleiche Zahl von Nerven wie Allis und Fürbringer.

Lepidosteus osseus.

Nach Joh. Müller (IX, 1846) treten bei *Lepidosteus* hinter dem Vagus noch vier Nerven durch das Occipitale, von diesen ist der erste (wahrscheinlich der von mir als $2N_v$ bezeichnete) sehr dünn und verbindet sich mit dem nächst folgenden zum Nervus hypoglossus, der den Musculus sternohyoideus versorgt; die beiden hinteren gehen zur Brustflosse. Die drei vordersten dieser vier Nerven treten durch verschiedene Öffnungen des Occipitale laterale, der letzte durch den aufsteigenden Theil des Basioccipitale. Sie folgen sehr regelmäßig hinter einander.

van Wijhe (XV, 1882) verweist nur auf diese Beschreibung von Joh. Müller.

Dem Occipitale basilare sitzt nach Gegenbaur (VII, 1887) das Occipitale laterale auf, welches an der gestreckten Gestalt der Occipitalregion den größten Antheil hat. Es reicht aber nicht bis zum distalen Ende des Occipitale basilare, sondern lässt noch eine Strecke davon frei. Diese letztere wird von einem breiten Wirbelbogen eingenommen, dessen Vorderrand das Occipitale laterale überlagert. Im Occipitale basilare hat Gegenbaur vergeblich nach der Spur eines besonderen Wirbelkörpers gesucht, dem etwa der Bogen angehören dürfte. Im Occipitale laterale ist eine feine Nervenöffnung nahe an dessen hinterem Rande zu beobachten. Eine ebensolche liegt nahe am Vorderrande des occipitalen Wirbelbogens, wo sie sich in gleicher Höhe mit dem erstgenannten befindet (wahrscheinlich sind diese Nerven mit den von mir als *2X* und *3X* bezeichneten identisch).

---

[1] Wenn ich Fürbringer's Nomenklatur in der vorliegenden Arbeit nicht aufgenommen habe, so haben mich dazu folgende Gründe bewogen. Von jeder Nomenklatur muss verlangt werden, dass sie einfach und klar sei, weiter, dass sie als kurze Bezeichnung der thatsächlichen Verhältnisse eine Übersicht über dieselben zu erleichtern im Stande sein solle. Keinem dieser Ansprüche scheint mir aber die Nomenklatur von Fürbringer zu genügen. Mit ihren drei verschiedenen Bezeichnungskategorien erinnert dieselbe in bedenklichem Grade an Zifferdepeschen, zu deren Deutung natürlich auch die genaue Kenntnis des betreffenden »Zifferschlüssels« nothwendig ist.

Als ein Produkt von Beobachtungen und Deutungen, welche sich fast nur auf vergleichend-anatomische Untersuchungen stützen, wird dieselbe wohl kaum lange Zeit sich erhalten können. Schon jetzt haben sich auch gewichtige Stimmen in speciellen Fällen gegen die Deutung von Fürbringer erhoben. Wenn z. B. der von ihm bei *Acipenser* und dadurch auch bei den übrigen Ganoiden als z bezeichnete Nerv von Braus (II, 1900) als a, von Sewertzoff (XIV, 1898) dagegen als b bezeichnet wird, dann scheint mir schon dies im Stande zu sein, deutlich zu zeigen, dass diese Nomenklatur noch weit davon entfernt ist Klarheit und Übersicht zu bringen, dass sie vielmehr diese schon an sich recht komplicirten Verhältnisse nur noch, und zwar in unnöthiger Weise, komplicirter macht.

Unsere Kenntnisse dieser Verhältnisse sind, glaube ich, noch lange nicht hinreichend, um die einzelnen Segmente der Occipitalregion bei den verschiedenen Arten und Klassen mit Sicherheit zu homologisiren; es fehlt uns hier noch an embryologischen Untersuchungen, welche sich den ausgedehnten und äußerst werthvollen vergleichend-anatomischen Untersuchungen Fürbringer's — dieselben prüfend und erweiternd — anschließen können.

Sagemehl (XII, 1891) findet die beiden Occipitalbogen bei *Lepidosteus* sowohl unter einander, als auch mit dem Occipitale basilare verschmolzen. Der einzige Occipitalbogen ist hier in Folge dieser Entstehung aus zweien von einem Spinalnerven durchbohrt.

An einem Knochenpräparate von *Lepidosteus* fand Sewertzoff (XIII, 1895) keine Naht zwischen dem Occipitale laterale und dem von früheren Untersuchern beschriebenen Occipitalbogen. Das Verhältnis schreibt der Verfasser einem höheren Alter des untersuchten Exemplars zu. Da Sewertzoff wie Sagemehl (s. oben) diesen Bogen von einem Spinalnerven durchbohrt fand, so sind auch seiner Ansicht nach in diesem Occipitalbogen die Elemente zweier Wirbelbogen verschmolzen. Im Occipitale laterale findet Sewertzoff wie Gegenbaur noch eine Öffnung zum Austritt eines spinalartigen Nerven.

Wie schon oben erwähnt wurde, theilt Sewertzoff ganz die Auffassung von Sagemehl über den Schädel von *Amia*, und meint also, dass außer den zwei Occipitalbogen noch ein Bogen eines Wirbels mit dem Occipitale laterale verschmolzen ist. In Analogie hiermit nimmt nun Sewertzoff an, dass derjenige Theil des Occipitale laterale von *Lepidosteus*, welcher distal von der oben erwähnten Nervenaustrittsstelle (vgl. den von mir als *2X* bezeichneten Nerven) liegt, ebenfalls als Äquivalent eines Wirbelbogens anzusehen ist, was dann nach Sewertzoff die Übereinstimmung zwischen der Occipitalregion von *Lepidosteus* und *Amia* vollständig macht.

Ferner ist hier noch zu erwähnen, dass Fürbringer (VI, 1897) und Braus (II, 1900) die gleiche Zahl von Nerven fanden, wie ich selbst. Der Erstere liefert eine Abbildung der Occipitalregion von *Lepidosteus*, welche in allen wesentlichen Punkten mit meiner Fig. 17 übereinstimmt.

Wie aus der oben gegebenen Darstellung sowohl meiner eigenen Untersuchungen als auch derjenigen Anderer hervorgeht, zeigt die Occipitalregion von *Amia* und *Lepidosteus* wie diejenige vieler anderen Fische die Eigenthümlichkeit, dass der distale Theil des Basioccipitale wie ein Wirbelkörper gebaut ist.

Diesem Theile sitzen bei *Amia* zwei freie Bogen auf, von welchen der distale den folgenden Wirbelbogen ganz ähnlich sieht, der proximale nur in seiner Form eine gewisse Umgestaltung aufweist. Dieser Befund lässt sich durch die Annahme deuten, dass die diesen beiden Bogen entsprechenden Wirbelkörper sich mit einander und dem Basioccipitale vereinigt haben, und dass in dieser Weise der distale Theil des Basioccipitale aus früher selbständigen Wirbelkörpern hervorgegangen ist (Bridge, Sagemehl, Sewertzoff). Diese Deutung ist aber, wie GEGENBAUR (VII, 1887) zuerst hervorgehoben hat, nicht die einzige.

Nach seinen Untersuchungen an *Polypterus* gelangt GEGENBAUR zu dem Resultate, dass der Wirbelkörper des hier vorhandenen freien Occipitalbogens nicht mit dem Basioccipitale verschmolzen sein kann, sondern zu Grunde gegangen ist. »Ohne Kenntnis des letzteren Befundes wird man geneigt sein, die Körper der occipitalen Bogen bei *Amia* und *Lepidosteus* im Basilare zu suchen, wie dies ja auch geschehen ist. *Polypterus* eröffnet eine andere Möglichkeit. Hier wird nicht angenommen werden können, dass der occipitale Wirbelbogen seinen Körper dem Basilare abgegeben hat. Es zeigt sich hier eine Reduktion der Wirbelkörper, welche im Zusammenhalte mit den übrigen anatomischen Verhältnissen der Nachbarschaft, eine Synostose des Körpers mit dem Basilare geradezu ausschließt. Damit ergiebt sich ein Fall, der das Freiwerden eines Wirbelbogens klar stellt. Es ist daraufhin die Frage erlaubt, ob nicht bei *Lepidosteus* ein auf ähnliche Art frei gewordener Bogen auf das Basilare übergetreten sei. Dazu bedarf es nur einer Verkürzung des Occipitale laterale. Stellt man sich diesen Vorgang bei *Polypterus* vor, so ist ein Übertritt des occipitalen Bogens auf das Basilare sehr begreiflich, und es wird dann den Anschein gewinnen, als ob ein ganzer Wirbel mit dem Occipitale basilare verschmolzen sei« (VII, 1887, p. 20—21).

Für eine Deutung wie die zuerst besprochene, von BRIDGE, SAGEMEHL und SEWERTZOFF getheilte, könnte nun das oben geschilderte Verhalten der dem Basioccipitale und den Wirbelkörpern aufsitzenden Knorpelstückchen sprechen, auch dieses Moment kann aber so lange nicht entscheidend sein, als wir die principielle Bedeutung dieser Bildungen nicht kennen. Die vergleichende Anatomie vermag nicht, wie GEGENBAUR hervorhebt, diese Frage zu entscheiden. Eine Untersuchung der Entwicklung der Occipitalregion wird also vor Allem die Aufgabe haben, hier Klarheit zu bringen.

Weiter hat die embryologische Untersuchung zu erforschen, ob irgend eine Stütze für die von SAGEMEHL und SEWERTZOFF geäußerte Meinung, dass der distale Theil des Occipitale laterale aus einem Wirbelbogen hervorgegangen sei, vorliege, und falls es so ist, ob irgend eine Spur des diesem Bogen entsprechenden Körpers im Basioccipitale nachweisbar ist.

Was speciell *Lepidosteus* betrifft, so werden auch hier die Aufgaben einer embryologischen Untersuchung wesentlich die gleichen sein. Hier kommen nicht wie bei *Amia* zwei Occipitalbogen vor, wie es aber aus der oben gelieferten Beschreibung und Fig. 17 hervorgeht, besitzt der distale Theil des Occipitale laterale einen Bau, welcher an den eines Wirbelbogens sehr erinnert, nur ist derselbe deutlich breiter als die nachfolgenden Wirbelbogen, und in seiner Mitte von einem Spinalnerven durchbohrt. Diese zwei Momente machen es, wie auch SAGEMEHL und SEWERTZOFF hervorgehoben haben, sehr wahrscheinlich, dass dieser Theil durch das Verschmelzen zweier freien Bogen hervorgegangen ist. Über die Entstehung desjenigen Theiles des Occipitale laterale, welcher unmittelbar proximal von dieser Partie gelegen ist, und den SEWERTZOFF als ein mit dem Schädel verschmolzenes Bogenäquivalent deutet, lässt sich von vorn herein absolut nichts Bestimmtes sagen.

Es besteht zwischen *Amia* und *Lepidosteus* eine erhebliche Übereinstimmung in dem Verhalten der Nerven der Occipitalregion, und es liegt nahe, sowohl nach dem centralen wie dem peripherischen Verlaufe derselben anzunehmen, dass der von mir bei *Amia* als $1 N_v$ bezeichnete Nerv mit dem bei *Lepidosteus* auch als $1 N_v$ bezeichneten homolog ist (zu demselben Resultate sind auch FÜRBRINGER und BRAUS gekommen). In dem Verhalten der Nerven der erwachsenen Thiere besteht nun, wie wir oben gesehen haben, der Unterschied, dass während Nerv *2* bei *Lepidosteus* sowohl eine ventrale wie eine dorsale Wurzel besitzt, der entsprechende Nerv von *Amia* nur eine ventrale Wurzel aufweist. Die ontogenetische Untersuchung hat hier ihre Aufmerksamkeit darauf hin zu richten, ob in der früheren Entwicklung von *Amia* eine Spur dieser jetzt bei dem Erwachsenen verschwundenen dorsalen Wurzel des zweiten Nerven sich nachweisen lässt.

Sowohl bei *Amia* wie bei *Lepidosteus* haben wir zu untersuchen, in wie weit Beweise dafür vorliegen, dass proximal von dem ersten Nerven früher andere noch bestanden haben, welche während der phylogenetischen Entwicklung zu Grunde gegangen sind.

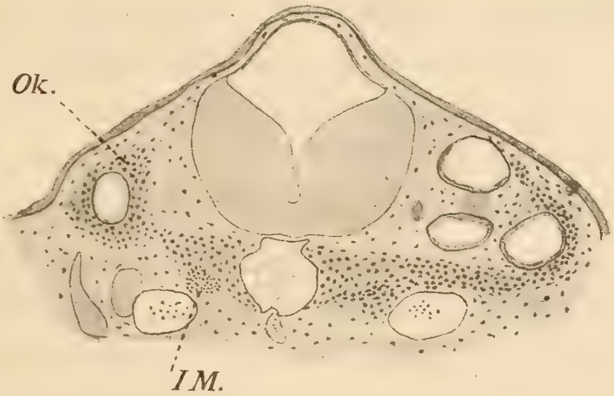
Obwohl natürlich eine embryologische Untersuchung der Occipitalregion und der Wirbelsäule der zwei Knochenganoiden auch sonst eine reiche Fülle von interessanten Details zu Tage fördern müsste, sollen jedoch die unten mitgetheilten Untersuchungen hauptsächlich nur auf die Beantwortung der oben erwähnten Fragen gerichtet werden. Der Grund davon ist in dem Umstande gelegen, dass der Konservirungszustand meines Materials nicht immer den Forderungen Genüge leistet, die eine Detailuntersuchung mit Nothwendigkeit stellen muss.

B. Die Entwicklung der Occipitalregion.

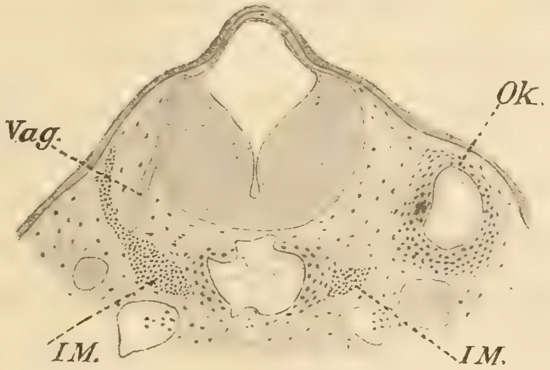
I. Eigene Untersuchungen.

Amia calva.

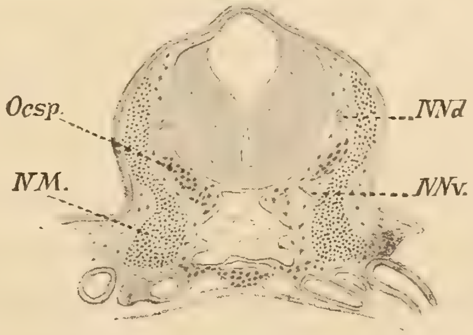
Das jüngste Stadium, welches ich von *Amia*-Larven untersuchte, besaß eine Länge von 9 mm (von Schnauze- bis zu Schwanzspitze gemessen).



Textfig. 3.



Textfig. 4.



Textfig. 5.
Vergrößerung = 48.

An einem Querschnitte durch die mesotische Region dieser Larve bilden die Parachordalanlagen eine breite Vorknorpelplatte, die lateralwärts mit den gleichfalls aus Vorknorpel bestehenden Ohrkapseln, welche die ventralen Flächen der Bogengänge decken, zusammenhängt. In distaler Richtung wird das Verbindungsstück zwischen den Parachordalia und den Ohrkapseln dünner (vgl. Textfig. 3 rechts) und schwindet bald ganz (vgl. Textfig. 3 links), indem jetzt die beiden Parachordalia an Breite allmählich abnehmen. Gleichzeitig treffen wir hier das erste Myotom, welches der ventrolateralen Fläche der Parachordalanlage anliegt (Textfig. 3 links). Distalwärts nehmen die Parachordalia immer an Breite mehr ab, und zwölf Schnitte (Schnittdicke = 7,5 μ) hinter dem der Textfig. 3 bilden sie nur eine dünne, halbmondförmige Vorknorpellage auf beiden Seiten der Chorda (vgl. Textfig. 4). An diesem Schnitte sieht man, wie der linke Theil der Figur zeigt, auf der rechten Seite der Larve die Abgangsstelle des Vagus. Zum Unterschiede von dem Verhalten des oben beschriebenen Schnittes (vgl. Textfig. 3) sehen wir hier auf der rechten Seite (links an der Figur), wie das Myotom sich auch dorsalwärts auf der lateralen Seite der Medulla hinauferstreckt. An den jetzt distalwärts folgenden Schnitten verschwinden die Parachordalanlagen, und die Chorda wird von einem embryonalen Bindegewebe umgeben, welches beiderseits dorsal- und ventralwärts ganz wenig verdichtet erscheint.

Zwanzig Schnitte distalwärts von dem der Textfig. 4 sieht man auf der linken Seite des Embryo eine feine ventrale Nervenwurzel von der Medulla abgehen und zum dritten Myotome verlaufen. Eine entsprechende Wurzel auf der anderen Seite konnte ich nicht mit absoluter Sicherheit nachweisen, was wahrscheinlich auf einer Schrumpfung des Gewebes beruht. Die Verdichtung desjenigen Gewebes, welches die Chorda beiderseits nach oben und unten umgiebt, ist jetzt allmählich deutlicher geworden und stellt hier die bekannten dorsalen und ventralen Längsleisten dar.

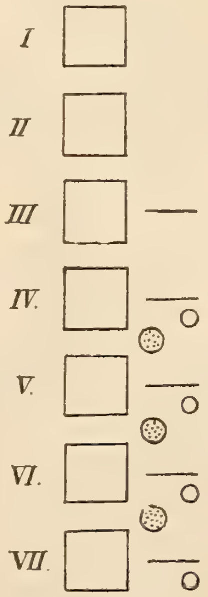
Der Serie weiter distalwärts folgend werden wir in dem Bindegewebe zwischen der Medulla und dem Myotom, ungefähr in der Höhe der mittleren Partie des letzteren, auf eine kleine Gewebsverdichtung aufmerksam. Diese wird nach hinten deutlicher, und ihre Zellen gewinnen das Aussehen von Vorknorpelzellen. An Textfig. 5, welche den 44. Schnitt distalwärts von dem der Textfig. 4 gelegenen wiedergiebt, sehen wir auf der rechten Seite der Figur die verdichtete Stelle mehr oblong und mit länglicheren Kernen versehen als auf der anderen Seite, wo die Verdichtung andererseits der dorsalen Längsleiste näher gelegen ist. An diesem Schnitte wie an den früher beschriebenen ist die linke Hälfte der Larve — die rechte an der Figur — etwas mehr proximal getroffen als die andere Hälfte. Zwischen der erwähnten Verdichtung und der dorsalen Längsleiste ist rechts an der Figur eine ventrale Nervenwurzel getroffen, diese verläuft gegen das vierte Myotom. Die entsprechende Wurzel war schon einige Schnitte mehr proximal auf der anderen Seite deutlich zu sehen. Dorsalwärts von dem Vorknorpel ist beiderseits ein Ganglion gelegen. Wie aus der Serie hervorgeht, gehört dasselbe der dorsalen Wurzel des oben beschriebenen Nerven an. Diese dorsale Wurzel ist beiderseits ganz deutlich, ihre Vereinigung mit der entsprechenden ventralen lässt sich auch auf beiden Seiten feststellen. An dem der Textfig. 5 zu Grunde liegenden Schnitte ist auf der rechten Seite der Larve der distale Pol des Ganglions, auf der linken Seite der proximale getroffen.

An den folgenden Schnitten nähert sich nun beiderseits der

Vorknorpel der dorsalen Längsleiste und vereinigt sich schließlich mit derselben. Diese Vereinigungsstelle entspricht dem Muskelseptum zwischen dem vierten und fünften Myotom. Bald verschwindet dann der Vorknorpel ganz, und man sieht nur die zwei Längsleistenpaare der Chorda anliegen. Die dorsalen Leisten treten viel deutlicher hervor als die ventralen. 16 Schnitte distalwärts von dem der Textfig. 5 treffen wir einen neuen Nerven, welcher gegen das fünfte Myotom verläuft. Die dorsale Wurzel dieses Nerven erscheint etwas stärker als diejenige des vorhergehenden. Hinter dem Ganglion dieses Nerven weist die dorsale Längsleiste beiderseits eine kleine, nicht scharf nach vorn und hinten begrenzte Verdichtung auf, welche bald wieder schwindet, und der Nerv des sechsten Myotoms kommt zum Vorscheine. In ähnlicher Weise gestalten sich die Verhältnisse weiter distalwärts, die Spinalnerven verlassen paarweise die Medulla und die dorsale Längsleiste zeigt zwischen denselben kleine Verdichtungen ihres Gewebes.

Wegen der Bedeutung, welche die Verhältnisse bei diesem Stadium für die Beschreibung der älteren Larven besitzen, werde ich dieselben durch ein Schema, um sie leichter übersichtlich zu machen, darstellen, und zwar benutze ich die von Sewertzoff zuerst angewandte Methode.

Das erste — am meisten proximal gelegene — Myotom dieses Embryo bezeichne ich mit *IM*, das zweite mit *IIM* etc. (Die Myotome sind nebenbei als eine Kolonne von Quadraten dargestellt.) Den zwei ersten Paaren von Myotomen entsprechen bei diesem Stadium keine Nerven, jedenfalls war keine Spur von solchen in meinen Präparaten nachweisbar. Erst dem dritten Myotom (*IIIM*) kommt ein Nerv zu und zwar nur eine ventrale Wurzel. (In dem Schema sind die ventralen Nervenwurzeln durch schwarze Striche, die dorsalen durch schwarze Ringe angedeutet.) Erst vom vierten Myotom an entspricht jedem Myotom ein Nerv mit zwei Wurzeln.



Schema 1.

Zwischen den einzelnen Myotomen zeigen die dorsalen Längsleisten kleine Verdichtungen (in dem Schema durch punktirte Kreise angedeutet). Die erste dieser Verdichtungen, welche distalwärts von dem Nerven des vierten Myotoms (*IVN*) gelegen ist, verhält sich in anderer Weise als alle die nach hinten folgenden. Erstens ist diese viel mächtiger als alle die anderen und besteht in ihrem basalen

Theile aus einem Gewebe, welches schon Knorpelgrundsubstanz aufweist, und zweitens ist dieselbe nicht gerade dorsalwärts gerichtet, sondern mit ihrer oberen zugespitzten Partie proximalwärts und gleichzeitig schräg nach oben und etwas nach außen gekehrt. In dieser Weise überbrückt dieselbe die proximal gelegene ventrale Nervenwurzel (IVN_v), reicht aber mit ihrer proximalen Spitze nicht so weit nach vorn wie bis zu der ventralen Wurzel des dritten Myotoms ($IIIN_v$).

Aus den Verdichtungen der dorsalen Längsleisten gehen später die dorsalen Bogen der Wirbel hervor. Das Schicksal der oben beschriebenen Spange, deren Basis dem Muskelseptum zwischen *IVM* und *VM* entspricht, wollen wir unten genauer verfolgen. Zwischen *IIIM* und *IVM* ist, wie oben erwähnt, keine Verdichtung der dorsalen Längsleiste nachweisbar.

Von einer etwas älteren Larve, nämlich einer 10 mm langen, ist ein Horizontalschnitt in Fig. 1 wiedergegeben. Distal von der Ohrkapsel ist der Vagus (*Vag*) getroffen, lateralwärts von demselben ist das erste Myotom (*IM*) gelegen. Letzteres ist deutlich kleiner als alle die nachfolgenden und schwächer als diese gefärbt. Auch das distalwärts folgende Myotom (*IIM*) erreicht nicht ganz die Größe der übrigen. Keins von diesen Myotomen besitzt einen entsprechenden Nerven, erst zum dritten Myotome (*IIIM*) verläuft, wie der fünfte Schnitt (Schnittdicke = 10 μ) in ventraler Richtung von dem der Fig. 1 zeigt, beiderseits eine dünne, jedoch ganz deutliche ventrale Nervenwurzel. Eine dieser entsprechende dorsale Wurzel ist nicht vorhanden. Dem vierten Myotome (*IVM*) entspricht aber beiderseits ein Nerv mit zwei Wurzeln. Die dorsale Wurzel desselben ist in Fig. 1 links zu sehen (IVN_d); sie ist schwächer als die dorsalen Wurzeln der distalwärts folgenden Nerven, was aus dem vorliegenden Präparate, wo das Ganglion dieser Wurzel durch seine Mitte getroffen ist, die Ganglien der nachfolgenden Nerven aber durch ihre dorsalen Pole, nicht deutlich hervorgeht.

Wir finden also hier das gleiche Verhalten zwischen Myotomen und Nerven wie bei dem jüngeren Embryo (s. oben).

Distalwärts von dem ersten Ganglion (IVN_d), dem Muskelseptum zwischen dem vierten und fünften Myotome sehr nahe, sehen wir an der Figur beiderseits einen rundlichen Körper, welcher aus Vorknorpel besteht. Folgen wir der Serie drei Schnitte weiter in ventraler Richtung, so nimmt dieser Körper eine dreieckige Form an, indem derselbe mit seiner Basis nach innen gekehrt ist und hier mit der dorsalen

Längsleiste zusammenhängt, mit seiner Spitze dagegen nach außen und ein wenig distalwärts gerichtet ist und hier mit dem Bindegewebe des Muskelseptums zwischen dem vierten und fünften Myotome in deutlichem Zusammenhange steht, ganz so wie es auch mit den distalwärts folgenden Neurapophysenanlagen der Fall ist. Diese letzteren sind aber viel weniger entwickelt als der oben beschriebene Vorknorpelkörper, dessen Richtung auch eine andere ist. Wie Fig. 2, der vierte Schnitt in dorsaler Richtung von dem der Fig. 1, zeigt, setzt sich nämlich dieser Bogen proximalwärts, indem er gleichzeitig dorsalwärts und etwas nach außen gerichtet ist, bis ungefähr an die Grenze zwischen dem zweiten und dritten Myotome fort. Hier verliert sich derselbe in einem dichten Bindegewebe, welches zwischen der Medulla und der Myotomreihe gelegen ist. Wir erkennen diesen Bogen als die bei der jüngeren Larve beschriebene Spange wieder, die Occipitalspange, wie wir dieselbe bezeichnen wollen.

Proximal von dem basalen Theile derselben ist bei dieser Larve eben so wenig wie bei der jüngeren irgend welche Bogenanlage zu sehen, die dorsale Längsleiste wird hier undeutlicher und setzt sich nach vorn in den Vorknorpel der Parachordalia fort. Dasjenige Gewebe, welches diesem Vorknorpel aufliegt, weist den Grenzen der einzelnen Myotome entsprechend eine Verdichtung seiner Zellen auf und hängt an diesen Stellen mit dem Bindegewebe der Muskelsepten, welche nach außen und distalwärts gerichtet sind, zusammen. Irgend eine Segmentirung des Vorknorpels der Parachordalia ist sonst nicht vorhanden.

Die weitere Umgestaltung der Occipitalregion wollen wir zunächst an einer Querschnittserie durch eine 11,5 mm lange Larve studiren. Wir gehen hier von einem Querschnitte aus, wo der distale Theil der Ohrkapsel tangential getroffen ist (vgl. Fig. 3 rechts), und noch mit der aus jungen Knorpelzellen bestehenden Parachordalplatte in Verbindung zu sehen ist. Auf der anderen Seite (links) ist die Larve ein wenig weiter distal getroffen, der Vagusstamm verlässt hier die Medulla, von der Ohrkapsel ist aber nichts zu sehen. In distaler Richtung nehmen die Parachordalia an Breite ab; nach wenigen Schnitten tritt an der medialen Seite des Myotoms ein kleines, ovales Knorpelstück auf, welches mit demjenigen Bindegewebe, das die Medulla dorsal und nach außen umgiebt, eng zusammenhängt. Dieses Knorpelstück stellt den quer durchschnittenen proximalen Theil der bei den jüngeren Larven beschriebenen Occipitalspange dar, welche hier an Länge und Stärke bedeutend zugenommen hat und mit ihrem proximalen Ende bis nahe an die Abgangsstelle des Vagusstammes reicht. An Fig. 4, welche den sechsten Schnitt distalwärts von dem der Fig. 3 wiedergiebt, tritt die Occipitalspange (*Ocsp*) beiderseits sehr deutlich hervor. Ventralwärts ist dieselbe mit der oberen, äußeren Kante des Parachordalknorpels durch dichtes Bindegewebe verbunden. Schon an dem folgenden Schnitte verläuft auf der rechten Seite der Larve eine ventrale Nervenwurzel von der Medulla zu dem nach außen liegenden Myotome. Diese Nervenwurzel, welche auch hier die erste darstellt, auf welche wir hinter dem Vagus stoßen, ist mit dem bei den zwei jüngeren Larven beschriebenen $III N_v$ identisch. Dieser Nerv verläuft aber hier nicht zu dem dritten Myotome, sondern zu dem zweiten. Ein Verhalten, welches wir uns nur dadurch erklären können, dass wir annehmen, dass das schon bei der nächst jüngeren Larve (vgl. Fig. 1) sehr schwache Myotom *IM* hier nicht mehr nachweisbar ist, und dass also das erste Myotom, welches wir bei der vorliegenden Larve antreffen, nicht als *IM*, sondern als *IIM* aufzufassen ist. Distalwärts von dieser Nervenwurzel nehmen die Parachordalia sehr rasch an Breite ab, während der Querschnitt der Occipitalspange sich der Chorda allmählich nähert. In Fig. 5, dem 13. Schnitte nach hinten von dem der Fig. 4 (Schnittdicke = 15 μ), hat sich auf der rechten Seite (links an der Figur) der Querschnitt der Occipitalspange (*Ocsp*) mit der dorsalen Längsleiste, welche die distale Fortsetzung des dorsalen und äußeren Theiles des Vorknorpelgewebes der Parachordalia bildet, schon vereinigt, auf der anderen Seite verläuft zwischen beiden eine ventrale Nervenwurzel. Letztere ist mit der als $IV N_v$ bei den jüngeren Stadien beschriebenen identisch und verlässt also auch hier die Medulla kurz proximalwärts von der Stelle, wo die Occipitalspange sich mit der dorsalen Längsleiste vereinigt. Zum Unterschied von dem Verhalten der beiden jüngeren Larven ist zu bemerken, dass eine dieser ventralen Wurzel ($IV N_v$) entsprechende dorsale auf der linken Seite der Larve nicht nachweisbar ist, auf der rechten Seite dagegen, obwohl recht schwach, jedoch sicher festzustellen; das Spinalganglion tritt hier sehr wenig deutlich hervor, ist lang und schmal und enthält wie das umliegende Gewebe recht viel Pigment. Ganglienzellen konnte ich in demselben darum nicht mit Sicherheit nachweisen; wenn man darum nicht die Verbindung desselben mit der dorsalen Wurzel gesehen, hätte man es sehr leicht nur als eine Verdichtung des Bindegewebes auffassen können. Wenige Schnitte distalwärts von dem in Fig. 5 abgebildeten ist nichts mehr von der Occipitalspange zu sehen. Sieben Schnitte nach hinten (vgl. Fig. 6) verlässt auf der linken Seite des Embryo ein Nerv mit seinen zwei Wurzeln (VN_v und VN_d) die Medulla, unmittelbar distalwärts von demselben weist die dorsale Längsleiste eine deutliche Anlage eines oberen Bogens auf. Diese schwindet wieder in den nächsten Schnitten; dann treten weiter hinten neue Nerven und neue Bogenanlagen auf, ganz wie bei den jüngeren Larven beschrieben.

Als wesentliche Unterschiede in dem Verhalten der Myotome und Nerven dieser Larve von demjenigen der beiden jüngeren notiren wir also: 1) das Verschwinden des Myotom *I* (vgl. das Schema p. 483), 2) die vollkommene Rückbildung von IVN_d auf der einen Seite, ein deutliches Schwächerwerden dieser Wurzel auf der anderen Seite.

Bei den nächst älteren Larven bemerken wir nun wesentlich folgende Veränderungen der oben geschilderten Verhältnisse: Das bei der zuletzt beschriebenen Larve die Ohrkapseln mit einander dorsalwärts verbindende dichte Bindegewebe verknorpelt. Es bildet sich in dieser Weise in der mesotischen Region über dem Centralnervensystem ein knorpeliges Dach, welches sich auch distalwärts ein Stück hinter den Ohrkapseln über die Abgangsstelle des Vagus ausdehnt. Gegen die distale untere und äußere Ecke dieses Daches wächst jederseits die Occipitalspange und verbindet sich mit jener. Die beiden Occipitalspangen bilden in dieser Weise die hinteren Pilaren des knorpeligen Schädeldaches. Zwischen der Occipitalspange nach oben, der Ohrkapsel nach vorn und dem Parachordalknorpel nach unten wird ein ungefähr dreieckiges Loch begrenzt, welches nach außen und distalwärts gekehrt ist, und das nur durch Bindegewebe geschlossen wird. Durch dieses Loch tritt unmittelbar hinter der Ohrkapsel der Vagus aus, ganz distalwärts aber unter dem basalen Theile der Occipitalspange eine ventrale Wurzel (IVN_v) und zwischen letzterer und dem Vagus eine dünnere ventrale Wurzel ($IIIN_v$). Es bestehen bei einer 14 mm langen Larve noch keine Knorpelspangen zwischen diesen drei Nerven. Distalwärts von der Occipitalspange ist das Verhalten der Nerven und der Bogenanlagen bei einer Larve von der eben erwähnten Länge das gleiche wie bei der 11,5 mm langen, nur sind natürlich die Bogen viel mehr entwickelt als bei der jüngeren. Von der dorsalen Wurzel des zweiten Nerven (IVN_d) ist keine Spur mehr zu sehen.

Gleichzeitig mit dem Wachsthum der Occipitalspange und der Bildung des knorpeligen Schädeldaches in der mesotischen Region, Vorgängen, welche ich oben nach drei Querschnittserien durch eine 12 mm, eine 13 mm und eine 14 mm lange Larve kurz skizzirt habe, haben sich auch die Wirbelkörper zu bilden begonnen. Da es uns hier aber nicht darauf ankommt, ihre Entstehung und erste Entwicklung in Details zu verfolgen, wollen wir gleich zu einer älteren Larve, bei welcher dieselben in ihrer Entwicklung schon etwas vorgeschritten sind, übergehen. Einen Sagittalschnitt durch die Occipitalregion einer 16 mm langen Larve sehen wir in Fig. 7 vor uns. Der Schnitt ist auf der rechten Seite der Medianlinie gelegen und so ausgefallen, dass sein proximaler Theil von letzterer etwas mehr entfernt ist als der distale, was aus einer Betrachtung des Verhaltens der Chorda auch hervorgehen wird.

Wir sehen hier, dass die Occipitalspange (*Ocsp*) eine deutliche Grenze bildet zwischen dem proximalen unsegmentirten und dem distalen segmentirten Knorpel, welcher sich der Chorda anschließt. Unmittelbar proximal von der Occipitalspange bemerken wir eine quer durchschnittene ventrale Nervenwurzel, welche den dem Myotom *IV* angehörigen Nerven (IVN_v) darstellt. Weiter nach vorn ist an dem vorliegenden Schnitte kein Nerv nachweisbar, an dem Nachbarschnitte dagegen eine dünnere ventrale Wurzel, welche dem proximalwärts nächstfolgenden Myotome *III* entspricht ($IIIN_v$). Distal von der Occipitalspange, zwischen letzterer und dem ersten dorsalen Wirbelbogen sehen wir die beiden Wurzeln VN_v und VN_d. Von den folgenden Spinalnerven sind nur die ventralen Wurzeln getroffen. Wie aus der Figur hervorgeht, ist der erste dorsale Bogen ungefähr vertikal gestellt, die folgenden sind aber mit ihren oberen Enden schräg distalwärts gerichtet. An die dorsalen Bogen befestigen sich die Muskelsepten.

Zwischen den Basalstücken der einzelnen Wirbelbogen von diesen und einander gegenseitig durch ein Gewebe getrennt, welches dem Vorknorpel der dorsalen Längsleisten von den jüngeren Larven ähnlich sieht, bemerken wir die Anlagen der Wirbelkörper. Ihre winklig zugespitzten dorsalen Partien entsprechen eben der Lage der oben erwähnten ventralen Nervenwurzeln. Die drei distalen von den an der Figur sichtbaren Wirbelkörperanlagen entsprechen einander und den folgenden sowohl was ihre Form wie ihre Größe betrifft. Dagegen besitzt die erste Anlage, welche zwischen der Occipitalspange und dem ersten dorsalen Bogen gelegen ist, eine von der der anderen abweichende Gestalt. Dieselbe ist, wie die Zeichnung darstellt, viel kleiner als die folgenden. Diejenige Zone des Zwischengewebes, welche diese Wirbelkörperanlage von dem Basaltheile der Occipitalspange und von dem nach vorn liegenden unsegmentirten Knorpel, welcher den Boden des Schädels bildet, trennt, ist auch dünner als diejenige, die diese Anlage von der nächstfolgenden sondert. Bei einer genaueren Betrachtung dieser Gewebszone mit stärkerer Vergrößerung bekommt man auch den Eindruck, dass dieses Gewebe, was die Zwischensubstanz seiner Zellen betrifft, sich dem umliegenden Knorpelgewebe in hohem Grade nähert; besonders ist dies ventralwärts gegen die Chorda der Fall. Auch die Art und Weise, in welcher diese Zone sich färbt, unterscheidet sich etwas von derjenigen der entsprechenden Zonen zwischen den folgenden Wirbelkörperanlagen, indem nämlich die Zwischensubstanz ihrer Zellen durch das Hämatoxylin schwach tingirt wird, was mit den übrigen Zwischenzonen viel weniger der Fall ist. Was die Farbe des Knorpels sonst in diesem Präparate betrifft, so ist zu bemerken, dass die Occipitalspange durch das Hämatoxylin deutlich intensiver tingirt ist als die nachfolgenden dorsalen Bogen.

In der dorsalen Partie des Schnittes bemerkt man unterhalb der Myotome den proximalen Theil der Occipitalspange, welcher sich dem Schädeldache, wie oben beschrieben, anlegt. Die Verbindung der beiden Theile der Spange tritt an den weiter lateralwärts folgenden Schnitten auf. Auch in diesem Stadium besteht zwischen der Ohrkapsel, der Occipitalspange und dem Parachordalknorpel wie bei den nächst jüngeren Larven ein großes Loch, welches durch Bindegewebe nach außen geschlossen wird (über dem Bindegewebe ist natürlich die Muskulatur gelegen). Dieses Loch wird aber hier in zwei Theile durch eine dünne Knorpelspange zertheilt, welche von dem Schädeldache nach unten und innen gegen den Parachordalknorpel verläuft. Diese Knorpelspange ist dicht hinter der Austrittsstelle des Vagus gelegen. Zwischen derselben und der Occipitalspange treten die ventralen Wurzeln $IIIN_v$ und IVN_v heraus.

Nicht selten findet man nun schon in diesem Stadium, dass unmittelbar proximal von der Austrittsstelle der hinteren der oben erwähnten Nervenwurzeln (IVN_v) ein kleiner Knorpelfortsatz von der Occipitalspange in ventraler Richtung gegen den Parachordalknorpel abgeht. Dieser Fortsatz, welcher mit dem letzteren durch derbes Bindegewebe verbunden wird, scheidet wieder die hintere Partie des oben beschriebenen Loches in zwei Theile, und zwar in einen proximalen größeren, durch welchen die dünne Wurzel $IIIN_v$ austritt, und einen kleineren distalen, durch welchen die etwas stärkere Wurzel

IVN_v zum Vorschein kommt. In zwei Fällen fand ich in diesem Stadium, von welchem mir eine größere Zahl von Larven zur Verfügung stand, dass die Austrittsöffnung der Wurzel IVN_v proximalwärts durch einen kleinen Knorpelbalken begrenzt wurde.

Von einer etwas älteren Larve, nämlich einer 17 mm langen, bringt Fig. 8 einen Sagittalschnitt. Der Unterschied zwischen diesem Schnitte und dem oben beschriebenen (vgl. Fig. 7) ist kein großer und vielleicht nicht auf den ersten Blick erkennbar. Nichtsdestoweniger ist jedoch der Unterschied, welcher zwischen beiden besteht, von nicht geringem Interesse. Der vorliegende Schnitt zeigt nämlich, dass die erste Wirbelkörperanlage, welche bei dem jüngeren Stadium sowohl durch ihre Form als auch durch ihre geringere Größe sich von den folgenden Wirbelkörperanlagen auszeichnete, sich jetzt nicht mehr nachweisen lässt, indem sie mit dem proximal gelegenen, unsegmentirten Knorpel verschmolzen ist. Die hier jetzt als die erste zu bezeichnende Wirbelkörperanlage repräsentirt also in der That die zweite. Letztere unterscheidet sich hier eben so wenig wie bei dem jüngeren Stadium in ihrem Verhalten von den nachfolgenden. Ein anderer Unterschied zwischen diesem Schnitte und dem der Fig. 7 ist in dem Verhalten der Occipitalspange gelegen. Wie wir früher sahen, bildete sich letztere unabhängig von der Parachordalanlage, wahrscheinlich in ähnlicher Weise wie die nachfolgenden dorsalen Bogen aus der dorsalen Längsleiste. Indem aber die Parachordalanlage oder dasjenige Gewebe, welches nach seiner Beziehung zur Chorda die direkte distale Fortsetzung dieser Anlage bildet, später verknorpelt, stößt sie mit dem Basaltheile der Occipitalspange zusammen. An dieser Berührungsstelle vermag man nun noch eine Zeit durch die Anordnung der Zellkerne eine gewisse Grenze zwischen beiden zu unterscheiden, und dies ist noch bis zu einem gewissen Grade an dem oben geschilderten Präparate von der 16 mm langen Larve der Fall (vgl. Fig. 7). Bei der vorliegenden Larve aber (vgl. Fig. 8) lässt sich kaum mehr irgend eine proximale Grenze des Basaltheiles der Occipitalspange nachweisen. Derselbe ist mit dem Knorpel, welcher den Boden des Schädels bildet, vollkommen verschmolzen.

Wie oben beschrieben, verschmilzt also die erste nachweisbare Anlage eines Wirbelkörpers, welche dem ersten freien Wirbelbogen entspricht, sehr früh mit dem knorpeligen Boden des Schädels, der Anlage des Basioccipitale. Bei Larven, die länger als 16 mm waren, gelang es mir nie die geringste Spur der Selbständigkeit dieser Anlage nachzuweisen. Da andererseits die einzelnen Wirbelkörperanlagen bei den jüngeren Larven, z. B. bei den 14 mm langen, noch immer nicht so scharf von dem Zwischengewebe abgegrenzt sind, dass man mit voller Sicherheit das Bestehen einer dem ersten Bogen entsprechenden Wirbelkörperanlage behaupten darf, so bleibt während der Entwicklung nur eine kurze Zeit übrig, in welcher man diese erste Wirbelkörperanlage nachzuweisen vermag, ein Umstand, welcher zur Folge hat, dass man dieselbe sehr leicht übersehen kann.

Wir haben uns bis jetzt hauptsächlich mit der Entwicklung der Occipitalspange, der dorsalen Bogen und der Wirbelkörper beschäftigt. Unten wollen wir nun auch das Verhalten der ventralen Bogen in unsere Betrachtung einziehen, und zwar wollen wir hier eine Querschnittserie durch eine 20 mm lange Larve unserer Beschreibung zu Grunde legen. Wir haben von dem Verhalten der ventralen Bogen in der Schilderung der jüngeren Larven bis jetzt abgesehen, da diese Bogen erst dann für uns hier von Interesse sind, wenn sie einen gewissen Differenzirungsgrad erreicht haben.

Wir gehen in unserer Beschreibung der Querschnittserie durch die 20 mm lange Larve von dem in Fig. 9 abgebildeten Schnitte aus. Die linke Körperhälfte des Embryo (rechts an der Figur) ist vom Schnitte etwas mehr proximal getroffen als die rechte, und wir sehen noch hier den distalen Theil der Ohrkapsel (*Ok*) tangential durchschnitten. Zwischen der unteren, lateralen Ecke des Schädeldaches und dem oberen Rande des breiten Parachordalknorpels tritt der Vagus (*Vag*) aus. Auf der anderen Seite ist das Vagusloch durch die dünne Knorpelspange, welche schon bei den zwei nächst jüngeren Larven entwickelt war, distalwärts geschlossen. Zwischen der Medulla und dieser Knorpelspange ist der proximale Theil einer ventralen Nervenwurzel, nämlich der früher als $IIIN_v$ bezeichneten, sichtbar. Beiderseits ist, der ventralen Fläche des Parachordalknorpels sehr nahe, die Anlage des Parasphenoidknochens (*Ps*) quer durchschnitten.

Der sechste Schnitt (Schnittdicke = 15 μ) distalwärts von dem der Fig. 9 ist in Fig. 10 abgebildet. Auf der linken Seite (rechts an der Figur) ist jetzt das Vagusloch durch die dünne Knorpelspange distalwärts geschlossen, auf der anderen Seite aber diese Spange schon wieder verschwunden, und hier sieht man nun zwischen dem Schädeldache und dem Parachordalknorpel einen mehr peripherischen Theil derselben Nervenwurzel ($IIIN_v$), von der an dem oben beschriebenen Schnitte der proximale und centrale Theil zu sehen war. Dieser Nerv gehört hier, wie bei den nächst jüngeren Larven, dem zweiten Myotome an. Der Parachordalknorpel ist an diesem Schnitte nicht anz so breit wie an dem vorigen (vgl. Fig. 9) und springt nach unten und außen beiderseits in eine Kante vor. Das Verhalten der Parasphenoidanlagen ist das gleiche wie weiter proximalwärts.

Der dritte Schnitt distalwärts von dem zuletzt beschriebenen ist in Fig. 11 wiedergegeben. Auch auf der linken Seite ist jetzt die Knorpelspange, welche die distale Begrenzung des Vagusloches bildet, verschwunden, und das Schädeldach wird hier mit dem Parachordalknorpel nur durch Bindegewebe verbunden, so wie wir es früher für die jüngeren Stadien schilderten. Der Parachordalknorpel weist hier eine weitere Abnahme an Breite auf, gleichzeitig sieht man auch, dass seine beiden ventralen Kanten leistenförmig etwas stärker vorspringen, als das mehr proximal der Fall war. Ventralwärts und etwas nach innen von diesen Kanten sind wieder die Parasphenoidanlagen gelegen.

Vier Schnitte weiter (vgl. Fig. 12) sind die ventralen Kanten des Parachordalknorpels ganz verschwunden; nur sieht man links an der Figur unmittelbar dorsal und etwas nach außen von der Parasphenoidanlage ein kleines Knorpelstück, welches die distalwärts in einen kleinen Fortsatz auslaufende Endpartie der einen Kante darstellt. Außer dieser Veränderung in der Form des Parachordalknorpels bemerken wir, dass das Schädeldach dünner geworden ist und auf der rechten Seite der Larve zu schwinden begonnen hat.

Noch vier Schnitte weiter (vgl. Fig. 13) hört das Schädeldach auf; wir sehen hier beiderseits von der Medulla nur den Querschnitt der Occipitalspange, welche von der unteren, äußeren und distalen Ecke des Schädeldaches schräg nach hinten, unten und innen gegen den distalen Theil des Basilarknorpels verläuft. Ventralwärts von der Occipitalspange tritt eine ventrale Nervenwurzel, nämlich die bei den jüngeren Stadien als IVN_v bezeichnete aus dem Spinalkanal. Diese theilt sich bald in einen ventralen und einen dorsalen Ast. Der Basilarknorpel weist hier wieder beiderseits einen ventralen Fortsatz auf, welcher die Anlage des Parasphenoid überdeckt. An diesem Fortsatz befestigt sich, wie die unmittelbar nachfolgenden zwei Schnitte zeigen, die ventrale Partie des Muskelseptums, welches zwischen Myotom *IV* und *V* gelegen ist.

Nach hinten nähert sich allmählich der Querschnitt der Occipitalspange dem Basilarknorpel und verschmilzt mit letzterem (vgl. Fig. 14), gleichzeitig nimmt der nach außen gerichtete ventrale Fortsatz dieses Knorpels an Entwicklung etwas ab, wobei derselbe auch etwas dorsalwärts rückt, wie aus der Figur hervorgeht. An den jetzt folgenden

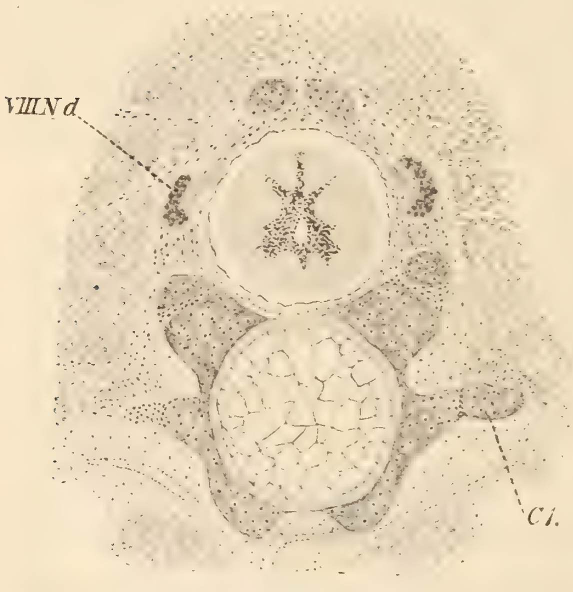
Schnitten schwindet der ventrale Knorpelfortsatz ganz. Die Chorda wird beiderseits ventralwärts nach außen von einem Gewebe umgeben, welches dem Vorknorpel der ventralen Längsleisten der jüngeren Larven ähnlich sieht. Diesem Gewebe liegen die Parasphenoidanlagen an. Der Austrittsstelle der ventralen Wurzel des folgenden Nerven (VN_v) aus dem Spinalkanale entsprechend (vgl. Fig. 15) erscheint das Gewebe der ventralen Längsleisten etwas dichter als unmittelbar proximalwärts und hier hängt das derbe Bindegewebe des Muskelseptums zwischen Myotom *V* und *VI* mit demselben zusammen. Die Parasphenoidanlagen sind an dieser Stelle sehr wenig entwickelt und verschwinden ganz aus der Serie drei Schnitte weiter distalwärts. Dorsalwärts und nach außen wird die Chorda von einem Knorpel umgeben, welcher den mit dem ursprünglich frei angelegten, ersten Wirbelkörper verschmolzenen basalen und distalen Theil der Occipitalspange darstellt (vgl. die beiden Sagittalschnitte der Fig. 7 und 8). Dorsalwärts von der ventralen Wurzel des Spinalnerven ist das derselben entsprechende Ganglion in seiner distalen Partie getroffen (VN_d) und dorsalwärts von letzterem wieder der proximale Rand des 1. Wirbelbogens.

Überschreiten wir nun die Grenze zwischen dem Basilarknorpel und dem jetzt ersten freien Wirbelkörper, welcher an den Querschnitten das gleiche eigenthümliche Aussehen und Verhalten zur Chorda darbietet wie der distale Theil des Basilarknorpels (vgl. Fig. 15), aber etwas schmäler als letzterer erscheint, so nimmt gleich das Gewebe der ventralen Längsleisten an Dichte zu und gewinnt das Aussehen junger Knorpelzellen. Der Mitte des Wirbelkörpers ungefähr entsprechend sind die Anlagen der unteren Bogen in ihren dorsalen Partien leicht verdickt und hier befestigt sich die sehnige Fortsetzung des Muskelseptums zwischen Myotom *VI* und *VII*.

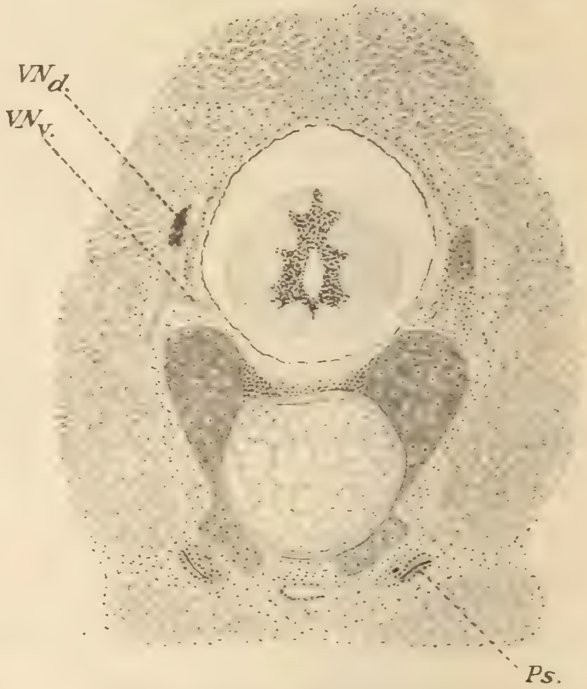
Das gleiche Verhalten bieten nun auch die Anlagen der ventralen Bogen des nächstfolgenden Wirbels, wie aus der Fig. 16 ohne weitere Erörterung hervorgehen wird. Der Unterschied zwischen der ventralen Bogenanlage dieses Wirbels und derjenigen des folgenden besteht nun darin, dass ihre dorsale Partie an letzterem stärker nach außen vorspringt als an dem nächstvorhergehenden und weiter darin, dass keine Sehne mit derselben verbunden ist, sondern eine knorpelige Rippenanlage, was auch an den nächstfolgenden Wirbeln der Fall ist.

Unten werden wir nun sehen, in wie weit die oben geschilderten Verhältnisse sich bei der ältesten Larve, die mir zur Verfügung stand, und welche eine Länge von 27,5 mm besaß, sich verändert haben. Im Gegensatz zu unserem früheren Verfahren wollen wir hier in unserer Beschreibung von einem Schnitte durch den dritten freien Wirbel ausgehen (vgl. untenstehende Textfig. 6).

Auf beiden Seiten der Medulla ist das diesem Wirbel entsprechende Spinalganglion ($VIII\,N_d$) gelegen; sowohl dorsal- wie ventralwärts von dem Ganglion ist der vordere Rand des dorsalen Bogens des Wirbels vom Schnitte getroffen. Der Basaltheil des Bogens wird durch ein dichtes Zwischengewebe mit dem knorpeligen Wirbelkörper verbunden. Mit dem Verhalten der jüngeren Larve verglichen, weisen die ventralen Bogenanlagen eine bedeutende Größenzunahme auf. An dem Querschnitte bilden dieselben auf jeder Seite der Chorda eine Knorpelspange, die in ihrer Mitte leicht eingewölbt erscheint, indem sowohl die obere wie die untere Partie der Spange verdickt ist. Die obere Partie, welche hier mit der Anlage des Wirbelkörpers verwachsen ist, springt nach außen und ein wenig dorsalwärts vor, dieselbe stellt den Basalstumpf dar, an welchem durch eine dünne Zone dichten Zwischengewebes die Anlage der ersten Rippe (*C1*) sich befestigt. Die untere Partie der ventralen Bogenanlage bildet auf jeder Seite der Mittellinie eine kleine Leiste. Die unteren Kanten dieser Leisten werden durch ein straffes Bindegewebe mit einander verbunden. Ventralwärts von letzterem ist die Aorta gelegen.



Textfig. 6.



Textfig. 7.

Vergrößerung = 40.

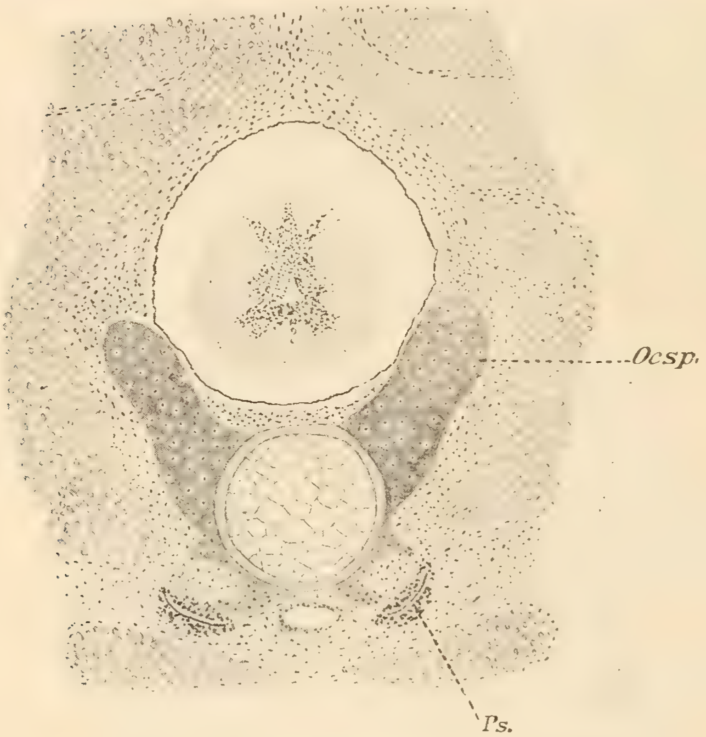
Ein Schnitt durch die Mitte der zweiten freien Wirbelkörperanlage liefert ein Bild, welches mit dem oben geschilderten in erheblichem Grade übereinstimmt. Was die ventralen Bogenanlagen betrifft, so sehen wir auch hier die zwei nach unten vorspringenden Leisten, welche dorsalwärts mit den Basalstümpfen zusammenhängen. Diese letzteren sind deutlich weniger entwickelt als die der nachfolgenden, oben geschilderten Wirbelanlage (vgl. Textfig. 6), und eben so wenig wie bei den jüngeren Larven tragen dieselben hier Rippen. An diesen Basalstümpfen befestigt sich dagegen jederseits eine Sehne, welche, wie oben für die 20 mm lange Larve geschildert wurde, die Fortsetzung des Muskelseptums zwischen den Myotomen *VII* und *VIII* bildet.

Ein ähnliches Bild liefert nun auch der Querschnitt durch die Anlage des ersten freien Wirbelkörpers, nur ist der Basalstumpf, an welchem sich das Muskelseptum zwischen den Myotomen *VI* und *VII* befestigt, hier noch weniger entwickelt als derjenige der nachfolgenden Wirbelanlage und darum auch weniger von der ventralen Partie der Bogenanlage, welche auch hier nach unten leistenförmig vorspringt, abgegrenzt.

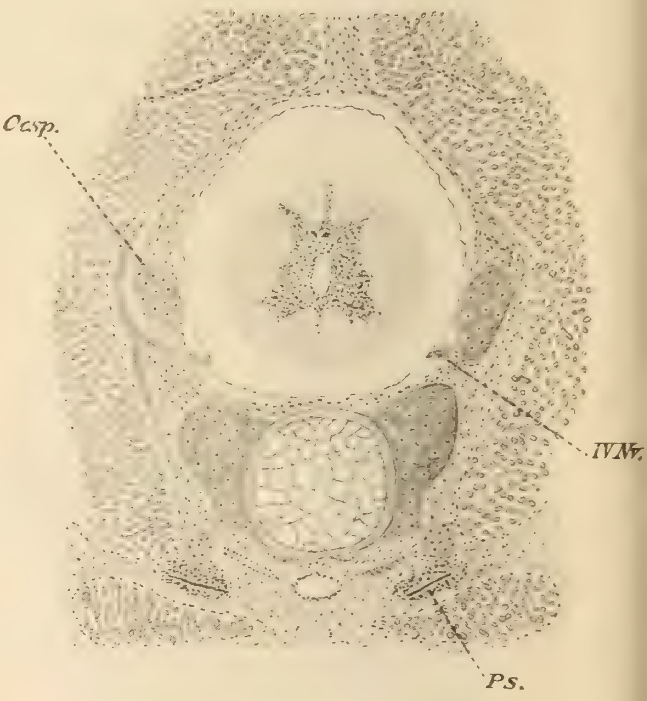
Überschreiten wir nun die Zwischenzone, welche die Grenze zwischen dem ersten freien Wirbel und dem proximal gelegenen, unsegmentirten Knorpel bildet, so treffen wir nach dem früher Angeführten zunächst denjenigen Theil desselben, welcher aus der Anlage eines freien Wirbelkörpers, die schon früh mit dem Basilarknorpel und der Occipitalspange sich vereinigte (vgl. Fig. 7 und 8), stammt. Einen Schnitt, welcher durch den dieser Wirbelkörperanlage entsprechenden Spinalnerven (*VN*) geführt ist, stellt Textfig. 7 dar. Wir sehen, dass dieser Theil des Basilarknorpels im Princip ganz den gleichen Bau zeigt wie die nachfolgenden Wirbelanlagen. Etwas schwächer entwickelt ist jedoch hier die aus der ventralen Längsleiste hervorgegangene ventrale Bogenanlage. Derjenige Theil derselben, welcher dem Basalstumpfe der nachfolgenden freien Wirbelanlagen entspricht, ist recht kurz, während wir ventral von diesem die gleiche Knorpelleiste vorfinden wie weiter distalwärts (vgl. Textfig. 6). Lateralwärts von den ventralen Bogenanlagen sind die Parasphenoidanlagen (*Ps*), welche sich bei dieser Larve bis an die Grenze zwischen dem Basilarknorpel und dem ersten freien Wirbelkörper erstrecken, gelegen.

Weiter proximalwärts nehmen die ventralen Knorpelleisten sowohl als auch die den Basalstümpfen entsprechenden Theile an Entwicklung allmählich ab. Die Richtung der ersteren wird gleichzeitig in der Weise verändert, dass sie mehr nach außen gegen die Parasphenoidanlagen gekehrt werden, wie Textfig. 8 zeigt. Noch weiter proximalwärts schwinden diese Leisten fast ganz; die Chorda nimmt an Durchmesser ab, und derjenige Theil des Basilarknorpels, welcher den Basalstümpfen der hintergelegenen Wirbelanlagen entspricht, schmilzt mit der Partie desselben, die die Fortsetzung der Wirbelkörperanlagen bildet, vollkommen zusammen.

Gelangen wir nun zu der Stelle, wo die früher als IVN_v bezeichnete Nervenwurzel unmittelbar proximal von dem Basaltheile der Occipitalspange den Spinalkanal verlässt (vgl. Textfig. 9), so kann man hier von ventralen Leisten kaum mehr sprechen, dagegen springt der Basilarknorpel jederseits an einer Stelle, welche der Lage der Basalstümpfe der distalwärts gelegenen Wirbel entspricht, in einen nach außen und unten gerichteten Fortsatz vor. Durch einen dünnen Stiel mit diesem Fortsatz verbunden bemerken wir beiderseits ein rundliches Knorpelstück, welches von den Zellen der Parasphenoidanlage nach außen und ventralwärts umgeben wird. Die einzelnen Kapseln dieses Knorpelstückes sind von erheblicher Größe und übertreffen diejenigen des Fortsatzes, zwischen denselben befindet sich aber eine nur ganz geringe Menge von Knorpelgrundsubstanz.



Textfig. 8.



Textfig. 9.

Vergrößerung = 40.

Nur wenige Schnitte weiter proximalwärts verschwindet dieser

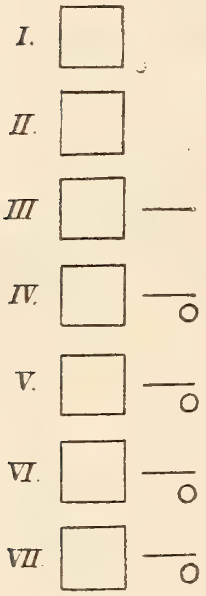
Fortsatz des Basilarknorpels vollständig. Der letztere weist von hier ab ganz dieselbe Form und das gleiche Verhalten auf wie bei der jüngeren, 20 mm langen Larve. Was die sonstige Konfiguration der Occipitalregion der vorliegenden Larve betrifft, so ist nur zu bemerken, dass sowohl die Occipitalspange als auch diejenige Knorpelspange, welche das Vagusloch distalwärts begrenzt, deutlich breiter geworden ist. Gleichzeitig hat sich das Schädeldach weiter distalwärts ausgebreitet und überdeckt jetzt die Medulla oblongata bis zu einer Stelle, welche ungefähr in der Mitte zwischen den zwei ventralen Wurzeln $III N_v$ und $IV N_v$ gelegen ist. In dem dreieckigen Raume, welcher nach vorn durch den distalen Rand des Schädeldaches, lateralwärts durch die medialen Ränder der nach unten und hinten gegen den Basilarknorpel schwach konvergirenden Occipitalspangen begrenzt wird, bildet ein dichtes Bindegewebe die Decke über der Medulla.

Lepidosteus osseus.

Der jüngste Embryo von *Lepidosteus*, der mir zur Verfügung stand, war bedeutend jünger als das früheste Stadium von *Amia* und besaß eine Länge von nur 6 mm. Die Linse war eben im Begriff sich von dem Ektoderm abzuschnüren. Ich habe diesen Embryo in eine Horizontalschnittserie zerlegt.

Unmittelbar distal von der Ohrblase, welche noch ganz rund ist, finden wir den Vagus in Verbindung mit der Medulla. Nach außen und etwas ventral von dieser Stelle ist das erste Myotom gelegen. Letzteres ist bedeutend kleiner als die nachfolgenden und enthält keine Muskelfasern, besteht nur aus Zellen, welche das gleiche Aussehen besitzen wie die Zellen der lateralen Epithellamellen der folgenden Myotome. Diese Zellen sind von denen des distalwärts folgenden Myotoms durch eine kleine Einschnürung deutlich abgegrenzt, proximalwärts von denjenigen des umliegenden Mesodermgewebes dagegen nicht scharf abgrenzbar. Das nächstfolgende Myotom ist fast von der gleichen Länge, wie die übrigen distal gelegenen, enthält aber eine geringere Zahl von Muskelfasern als letztere. Weder dem ersten noch dem zweiten Myotome entspricht irgend ein Nerv, erst zu dem dritten verläuft beiderseits eine feine, jedoch ganz deutliche ventrale Nervenwurzel, eine entsprechende dorsale Wurzel ist hier nicht vorhanden. Von dem vierten Myotome ab finden wir dagegen in jedem Gesammtsegmente beiderseits zwei Nervenwurzeln, eine ventrale und eine dorsale.

Bezeichnen wir hier wie früher bei *Amia* ganz willkürlich das erste Myotom, welches wir distalwärts von der Ohrblase treffen, mit *IM* das zweite mit *IIM* etc., so lässt sich das bei diesem Embryo vorgefundene Verhalten der Myotome und Nerven in folgender Weise schematisch darstellen:



Schema 2.

Bei zwei etwas älteren Larven, von denen die eine eine Länge von 7 mm, die andere eine Länge von 7,5 mm besaß, finde ich ein übereinstimmendes Verhalten der Myotome und Nerven. In den uns hier interessirenden Verhältnissen besteht der Unterschied zwischen diesen zwei Larven einerseits und der jüngeren, oben beschriebenen andererseits darin, dass die erste ventrale Nervenwurzel hier nicht dem dritten, sondern dem zweiten Myotome entspricht, und in ähnlicher Weise die erste dorsale Wurzel nicht dem vierten, sondern dem dritten. Aus diesem Verhalten müssen wir schließen, dass das hier erste Myotom, dessen proximale Grenze ungefähr der Abgangsstelle des Vagus entspricht, und in dieser Weise nur ganz wenig mehr proximalwärts als der Vordertheil des zweiten Myotoms (*IIM*) der jüngeren Larve gelegen ist, nicht aus dem ersten Myotom (*IM*) der letzteren, sondern aus dem zweiten (*IIM*) sich entwickelt hat, während das dort mit *IM* bezeichnete, rudimentär entwickelte Myotom hier zu Grunde gegangen ist. Gleichzeitig zeigt nun das Myotom *II* dieser beiden Larven mit dem entsprechenden Myotome der jüngeren Larve verglichen, eine nicht allein relative, sondern auch absolute Abnahme an Länge.

In diesem Verhalten der Myotome und Nerven finde ich bei einer 8,5 mm langen Larve, die ich eben so wie die drei jüngeren horizontal geschnitten habe, keine Veränderungen.

Von einer 9 mm langen Larve besitze ich eine Querschnittserie. In der mesotischen Region ist die erste Anlage der Parachordalia als eine plattenförmige Gewebsverdichtung beiderseits zwischen der Chorda und der Ohrblase nachweisbar. Die Grundsubstanz dieses Gewebes färbt sich ganz leicht durch das Hämatoxylin. Distalwärts, wo der Durchmesser der Chorda allmählich zunimmt, während die hinteren Theile der Ohrblasen sich der Mittellinie etwas nähern, nehmen die Parachordalanlagen dementsprechend seitwärts an Breite ab, werden aber gleichzeitig höher. Unmittelbar hinter der Ohrblase kommt nun, indem wir die Serie distalwärts verfolgen, der Vagus zum Vorschein. Ein Schnitt durch diesen Theil der Occipitalregion ist in Fig. 18 wiedergegeben. Wir sehen hier die Parachordalanlagen nur als eine wenig ausgedehnte Gewebsverdichtung beiderseits von der Chorda. An dem nächst folgenden Schnitte (Schnittdicke = 12,5 μ) ist der proximale Theil des ersten Myotoms (*IIM*) sichtbar. Mit seiner ventralen Partie, die allein hier zu sehen ist, liegt dasselbe dem jungen Vorknorpelgewebe der Parachordalanlage unmittelbar an.

Weiter distalwärts wird nun die parachordale Gewebsverdichtung allmählich schwächer, und an der Mitte des nächstfolgenden Myotoms (*IIIM*) ist dieselbe nicht mehr deutlich nachweisbar. Gleichzeitig hiermit nähert sich allmählich die mediale Fläche der nach außen liegenden Myotomreihe der Chorda, und wird, wenn wir bis zur Mitte des folgenden Myotoms (*IVM*) gelangt sind, nur durch eine dünne Gewebszone von jener getrennt.

Eben so wenig wie bei den jüngeren Larven verläuft irgend ein Nerv zu dem ersten Myotome (*IIM*). Dem folgenden Myotome (*IIIM*) entspricht dagegen jederseits eine sehr feine ventrale Wurzel ($IIIN_v$). Auf der linken Seite der Larve konnte ich für das folgende Myotom (*IVM*) wie bei den jüngeren Larven sowohl eine ventrale wie eine schwache dorsale Wurzel feststellen, auf der rechten Seite aber ließ sich diese dorsale Wurzel nicht nachweisen.

Die Anlage der dorsalen und ventralen Längsleisten an beiden Seiten der Chorda sind bei dieser Larve noch nicht zu sehen.

An einer Horizontalschnittserie durch eine 10 mm lange Larve konnte ich nur auf der rechten Seite eine dem Myotom *III* entsprechende ventrale Nervenwurzel nachweisen. Zu dem folgenden Myotome (*IVM*) verlief ein Nerv, der beiderseits nur aus einer ventralen Wurzel bestand; von einer dieser entsprechenden dorsalen war hier keine Spur zu sehen. Sonst lagen ähnliche Verhältnisse wie bei der nächst jüngeren Larve vor.

Bei einer 11 mm langen Larve bilden in der hinteren Partie der mesotischen Region die Parachordalanlagen zwei von dem umliegenden Gewebe deutlich abgrenzbare Vorknorpelkörper, welche an Querschnitten eine ungefähr quadratische Form besitzen; dieselben hängen seitwärts mit dem jungen Vorknorpelgewebe, welches die Bogengänge ventralwärts und nach außen umgiebt, zusammen. Unmittelbar distal von der Ohrkapsel verlässt der Vagus die Medulla. Diese Stelle sieht man links an der Fig. 19. Die andere Seite der Larve ist vom Schnitte etwas mehr distalwärts getroffen, und hier bemerkt man schon den proximalen Rand des ersten Myotoms (*IIM*). Beiderseits ist die laterale Fläche der aus Vorknorpel bestehenden Parachordalanlage leicht eingewölbt. Diese Vertiefung entspricht der ventralen Partie des Myotoms; dorsal- und ventralwärts springt die Parachordalanlage leistenförmig vor.

Weiter distalwärts nehmen die Parachordalanlagen an Breite allmählich ab, die dorsalen Kanten werden aber etwas höher. Acht Schnitte distalwärts von dem der Fig. 19 begegnet uns das in Fig. 20 dargestellte Bild. Jede Parachordalanlage besteht hier aus einem ventralen und einem dorsalen dreieckigen Vorknorpelstücke, welche mit einander durch eine eben so aus Vorknorpel bestehende Zone verbunden werden. Diese Vorknorpelstücke stellen die quer durchschnittenen Leisten dar. Wie aus der Figur hervorgeht, ist die ventrale Leiste breiter und niedriger als die dorsale, deren obere Kante von dem dichten Mesodermgewebe, welches zwischen der Medulla und der Myotomreihe gelegen ist, nicht deutlich abgegrenzt ist, sich vielmehr in letzteres fortzusetzen scheint.

Noch weiter nach hinten nehmen wieder die Parachordalleisten an Größe ab, und die Verbindungszone zwischen beiden schwindet ganz; in dieser Weise setzen sich ohne jede Grenze die Parachordalanlagen in die beiden, aus jüngerem Vorknorpelgewebe bestehenden Längsleistenpaare fort, welche weiter distalwärts der Chorda anliegen, und aus denen später die dorsalen und ventralen Wirbelbogen hervorgehen.

Dem ersten Myotome (*IIM*) entspricht hier eben so wenig wie bei den jüngeren Larven irgend ein Nerv. Auch für das folgende Myotom (*IIIM*) gelang es mir nicht bei diesem Stadium eine ventrale Wurzel nachzuweisen. Erst zu dem dritten Myotome (*IVM*) verlief beiderseits, die vorknorpelige dorsale Leiste der Parachordalanlage durchbrechend, eine ventrale Nervenwurzel (IVN_v). Die folgenden Nerven besaßen alle sowohl ventrale wie auch dorsale Wurzeln.

Dort, wo die Spinalnerven die Medulla verlassen, bildet die dorsale Längsleiste nur eine dünne Zelllage um die Chorda, nimmt aber zwischen diesen Stellen an Deutlichkeit zu. Letzteres ist sowohl zwischen den Nerven *VI* und *VII* wie auch zwischen *V* und *VI* der Fall. Dort, wo *VN* hervortritt, ist die dorsale Längsleiste deutlich dünner als proximal- und distalwärts von dieser Stelle. Die zwischen den Nerven *V* und *VI* gelegene Partie der dorsalen Längsleiste verhält sich also bei dieser Larve ganz so wie die zwischen den folgenden Spinalnerven sich befindenden Anlagen dorsaler Wirbelbogen.

Proximal von dem Nerven *V* bildet die dorsale Leiste der Parachordalanlage eine zusammenhängende Kante, welche nach hinten an Höhe allmählich abnimmt, die aber kein anderes Zeichen einer Segmentirung aufweist, als dass man den Muskelsepten zwischen den Myotomen *V* und *IV*, *IV* und *III* und *III* und *II* entsprechend eine Verdickung und größeren Zellenreichthum desjenigen Gewebes findet, welches die Leiste nach außen bekleidet, und das sich an diesen Stellen in das Bindegewebe der Muskelsepten fortsetzt. Irgend eine Höhezunahme der dorsalen Leiste, distal von der Stelle, wo die Wurzel IVN_v dieselbe durchbricht, ist nicht nachweisbar.

An einer Reihe von Querschnittbildern einer etwas älteren, 12 mm langen Larve wollen wir jetzt untersuchen, wie die oben geschilderten Verhältnisse sich weiter entwickelt haben. In Fig. 21 ist links der distale Theil der Ohrkapsel getroffen. Medialwärts hängt letztere noch mit der Parachordalanlage zusammen. Auf der anderen Seite des Schnittes, welche etwas mehr distalwärts gelegen ist, ist die Ohrkapsel verschwunden, und hinter derselben verlässt der Vagus die Medulla. Die Parachordalanlage, welche bei diesem Stadium eine bedeutendere Größe und eine mehr vorgeschrittene Entwicklung ihres Vorknorpels zeigt als bei der jüngeren, 11 mm langen Larve, besitzt auf der rechten Seite der Figur die gleiche Form wie bei jener, indem ihre äußere Fläche konkav erscheint, während sie dorsal- und ventralwärts leistenförmig vorspringt. In der eingewölbten Partie bemerkt man an der Figur den ventralen Theil des ersten Myotoms (*IIM*).

Distalwärts nehmen die beiden parachordalen Leisten allmählich an Höhe zu, und die dorsalen treten auf den Querschnitten als zwei Spangen zwischen der Medulla und den auf beiden Seiten gelegenen Myotomen auf. Der zehnte Schnitt (Schnittdicke $= 10\,\mu$) distalwärts von dem der Fig. 21 ist in Fig. 22 wiedergegeben. Mit den oben geschilderten Verhältnissen übereinstimmend ist auch hier die rechte Seite der Larve (die linke an der Figur) etwas mehr proximalwärts getroffen als die linke. Die dorsale Leiste der Parachordalanlage hat auf dieser Seite noch nicht die gleiche Höhe erreicht wie auf der anderen. Ganz wie bei der jüngeren Larve der Fall war, setzt sich der obere Rand der dorsalen Leiste in das dichte Bindegewebe, welches beiderseits von der Medulla gelegen ist, ohne scharfe Grenzen fort. Gleichzeitig mit der Höhezunahme der dorsalen Leisten in distaler Richtung, wird diejenige Partie der Parachordalanlage, welche die Chorda seitwärts bedeckt und die dorsale und ventrale Leiste mit einander verbindet, allmählich dünner.

Nachdem nun die dorsalen Leisten ungefähr der Mitte des zweiten Myotoms (*IIIM*) entsprechend ihre größte Höhe erreicht haben, wird diese wieder allmählich kleiner, und acht Schnitte distalwärts von dem der Fig. 22 besitzt, wie die rechte Seite der Fig. 23 lehrt, die dorsale Leiste hier eine bedeutend geringere Höhe als auf der anderen Seite. Erstere wird von einer ventralen Nervenwurzel durchbrochen, diese stellt die früher als IVN_v bezeichnete dar.

Die beiden Leisten werden hier, wie aus der Figur hervorgeht, an der Seite der Chorda durch keine Vorknorpelzone mehr mit einander verbunden; man bemerkt nur, dass diejenigen Zellen, welche die beiden Leisten nach außen bekleiden, sich als eine dünne Zelllage auf die Chorda fortsetzen.

Weiter nach hinten nehmen immer noch die beiden parachordalen Leistenpaare an Größe ab und setzen sich wie bei der jüngeren Larve ohne jede Grenze in die entsprechenden Längsleisten fort, aus welchen die Wirbelbogen hervorgehen.

Auf der linken Seite der Fig. 24, welche den 16. Schnitt caudalwärts von dem der Fig. 23 darstellt, sieht man die Abgangsstelle des dem vierten Myotom angehörigen Nerven mit seinen beiden Wurzeln (VN_v und VN_d); die rechte Seite der Figur ist kurz hinter dieser Stelle gelegen. Zwischen den Nerven *V* und *VI* bemerkt man eben so wie zwischen den folgenden Spinalnerven ein geringes Dichterwerden der dorsalen Längsleiste.

Während bei der oben beschriebenen Larve die Ohrkapseln dorsalwärts mit einander nur durch ein dichtes Bindegewebe verbunden waren, besteht bei einer 15 mm langen Larve (vgl. die linke Seite der Fig. 25) der ventrale Theil dieser Verbindungszone aus einem jungen Knorpelgewebe, der obere, mittlere aber noch aus Bindegewebe. Diese Knorpelplatte, welche die Medulla nach außen bedeckt, setzt sich distalwärts von dem Ende der Ohrkapseln weiter fort, und der Vagus tritt zwischen derselben und der dorsalwärts und nach außen gerichteten Kante der Parachordalanlage hervor. Unmittelbar caudalwärts von dem Vagusstamme vereinigt sich der Parachordalknorpel mit dieser postotischen Knorpelplatte, so wie es auf der rechten Seite der Fig. 25, die auch hier einer weiter distalwärts gelegenen Ebene als die linke Seite entspricht, zu sehen ist. Der Vereinigungsstelle der beiden Knorpel entsprechend bemerkt man noch hier eine eingeschnürte Partie.

An dem vierten Schnitte distalwärts von dem der Fig. 25, wo ungefähr die Mitte des zweiten Myotoms (*IIIM*) getroffen ist, durchbricht ein feiner Kanal die dorsale Leiste der Parachordalanlage. In diesem Kanal eine ventrale Nervenwurzel nachzuweisen gelang mir nicht. Von dieser Stelle ab nimmt die dorsale Leiste distalwärts allmählich an Höhe ab; der Mitte des folgenden Myotoms (*IVM*) entsprechend wird sie von einer ventralen Nervenwurzel (IVN_v) durchbohrt. Diese Stelle ist an der Fig. 26 rechts wahrzunehmen. Irgend eine Zunahme der dorsalen Leiste an Höhe hinter der Austrittsstelle jenes Nerven ist nicht nachweisbar, vielmehr nehmen distalwärts beide Leistenpaare an Größe ab, während die Verbindungszone derselben an der Seite der Chorda wie bei den jüngeren Larven ganz schwindet.

Wenn wir nun die Serie weiter nach hinten verfolgend zu der Stelle gelangen, wo der Nerv des nächsten Myotoms (*VM*) mit seinen zwei Wurzeln die Medulla verlässt, so ist hier die dorsale Leiste nur wenig mehr entwickelt als die ventrale, und die Wurzel VN_v verläuft über erstere. Irgend eine Zunahme der dorsalen Knorpelleiste an Höhe unmittelbar hinter der Austrittsstelle des Nerven ist bei dieser Larve nicht vorhanden, dagegen ist dasjenige Bindegewebe, welches sich der dorsalen Kante nach oben anschließt, etwas verdichtet. Dasselbe hängt nach außen mit dem Muskelseptum zwischen dem dritten und vierten Myotome (*IVM* und *VM*) zusammen. Auch die folgenden Schnitte zeigen eine gleichmäßige Abnahme an Höhe sowohl der dorsalen wie der ventralen Leisten bis zu der Stelle, wo der nächste Nerv (*VN*) mit seinen beiden Wurzeln zu Tage tritt. Unmittelbar distalwärts von der Austrittsstelle dieses Nerven nimmt aber die dorsale Leiste beträchtlich an Höhe zu und bildet die Anlage eines dorsalen Wirbelbogens.

Von einer 20 mm langen Larve bringt Fig. 27 einen Horizontalschnitt durch die Occipitalregion. Der Schnitt ist so ausgefallen, dass die rechte Seite der Larve in einer Ebene durchschnitten ist, welche mehr dorsal gelegen ist als die, in welcher die linke Seite getroffen wurde.

Das erste Myotom, welches sich hier auf der rechten Seite der distalen Wand der Ohrkapsel anschließt, auf der linken unmittelbar hinter dem Vagus (*Vag*) sich befindet, stellt, wie wir nach seinem Verhalten zu den nachfolgenden Myotomen schließen müssen (s. unten) nicht das mit *IIM* bei den jüngeren Larven bezeichnete Myotom dar, sondern das mit *IIIM* bezeichnete. Proximalwärts von diesem

Myotome liegen, wie die in ventraler Richtung folgenden Schnitte lehren, der ventralen Partie der Parachordalanlage einige parallel verlaufende Bindegewebsbündel an, welche von dem ersten Myotome durch eine einem Muskelseptum ähnliche Bindegewebsplatte getrennt sind, und die wir als Reste des rückgebildeten Myotom *II* auffassen müssen.

Vergleichen wir nun den vorliegenden Horizontalschnitt mit den Querschnitten durch die jüngere Larve (Fig. 25 und 26), so werden wir die hier auf der rechten Seite hinter der Ohrkapsel gelegene Knorpelspange als die dorsale Kante des bei der jüngeren Larve beschriebenen metotischen Knorpels und der mit letzterem zusammenhängenden dorsalen Parachordalleiste wiedererkennen. Zwischen der Knorpelspange und der Medulla ist der centrale Theil des Vagus (*Vag*) sichtbar. Sein Stamm tritt, wie die folgenden Schnitte lehren, unterhalb der Spange dicht hinter der Ohrkapsel hervor. Wie wir aus der Querschnittserie durch die nächst jüngere Larve sahen, nahm die dorsale Parachordalleiste distalwärts an Höhe allmählich ab. Ihre hintere Partie ist auf dieser Seite nicht getroffen, indem die dorsale Kante derselben in einer Ebene gelegen ist, welche sich ventral von der Schnittebene befindet. Unmittelbar distalwärts von der Knorpelspange ist das dem dritten Myotome (*VM*) entsprechende Ganglion (VN_d) gelegen. Dasjenige Bindegewebe, welches das Ganglion distalwärts begrenzt, zeigt dem Muskelseptum zwischen dem dritten und vierten Myotome (*VM* und *VIM*) entsprechend eine Verdickung und setzt sich hier in das Bindegewebe jenes Muskelseptums fort. Den folgenden Muskelsepten entsprechend bemerken wir die quer durchschnittenen dorsalen Bogenanlagen, an welchen die ersteren sich befestigen. Die erste Bogenanlage ist zwischen dem vierten und fünften Myotome (*VIM* und *VIIM*) gelegen.

Wir wenden uns jetzt zu der anderen Seite der Fig. 27, deren Lage, wie schon erwähnt, einer mehr ventralen Ebene entspricht. Zwischen der Ohrkapsel und dem proximalen Ende der dorsalen Parachordalleiste tritt der Vagus (*Vag*) hervor. An der äußeren Fläche der Leiste befestigt sich, wenn wir von vorn distalwärts gehen, zuerst das Muskelseptum zwischen dem ersten (*IIIM*) und zweiten (*IVM*) Myotome. Durch den zwischen diesem und dem folgenden Muskelseptum gelegenen Theil des Knorpels verläuft von innen und hinten in der Richtung nach vorn und außen eine Spalte, welche den Austrittskanal der mit IVN_v früher bezeichneten ventralen Wurzel darstellt (vgl. das Querschnittsbild in Fig. 25). Wir sehen an dem vorliegenden Schnitte den betreffenden Nerven von der Medulla zu dem zweiten Myotome (*IVM*) verlaufen. Ein engerer Kanal, welcher die gleiche Richtung besitzt, durchbohrt den Knorpel unmittelbar proximal von dem ersten Muskelseptum. Durch diesen Kanal, welcher an dem zweiten Schnitte in ventraler Richtung von dem vorliegenden zu sehen ist, verläuft, so weit ich sehen kann, eben so wenig wie bei der jüngeren Larve, irgend eine Nervenwurzel.

Dort wo das Muskelseptum zwischen dem zweiten und dritten Myotome sich an der Parachordalleiste befestigt, springt die letztere deutlich nach außen etwas vor, und distalwärts von dieser Stelle zeigt der Knorpel eine gegen das dritte Myotom (*VM*) gekehrte konkave Fläche, ist dann aber dem folgenden Muskelseptum entsprechend wieder nach außen konvex.

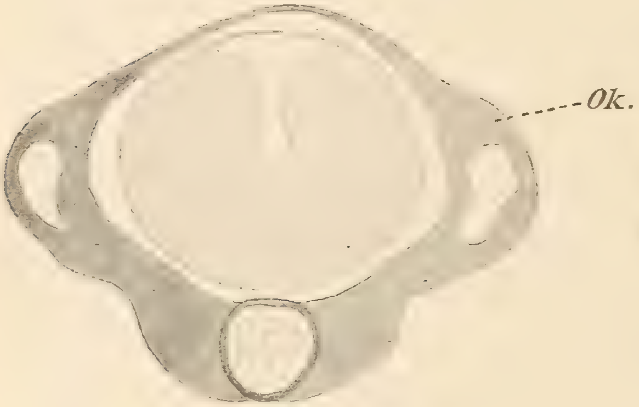
Dem Muskelseptum zwischen dem vierten und fünften Myotome entspricht die erste dorsale Wirbelbogenanlage, welche auf dieser Seite durch ihren basalen Theil getroffen ist, welcher sowohl mit dem distalen Ende der dorsalen, unsegmentirten Leiste wie mit der Basis der zweiten Bogenanlage durch Knorpel verbunden wird.

Die Nerven zeigen bei dieser Larve das gleiche Verhalten wie bei der nächst jüngeren, nur besitzt hier schon das zweite Myotom beiderseits eine ventrale Wurzel, während den folgenden sowohl ventrale als auch dorsale Wurzeln zukommen, was mit den übrigen Verhältnissen in der Occipitalregion beweist, dass das erste Myotom der nächst jüngeren Larve (*IIM*) hier nicht mehr vorhanden ist.

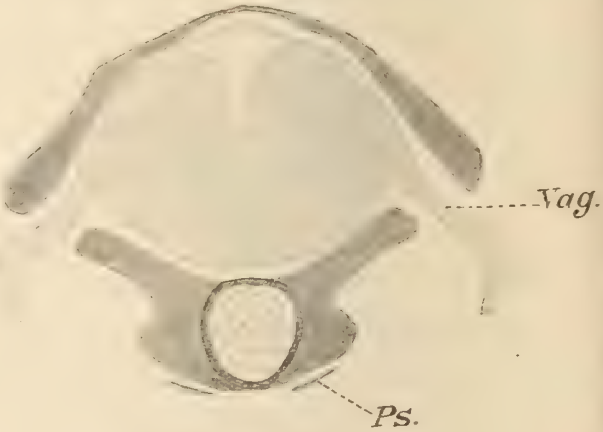
Die weitere Entwicklung der Occipitalregion wollen wir zunächst an einer Querschnittserie durch eine 23 mm lange Larve studiren. In Textfig. 10 ist ein Querschnitt durch den distalen Theil der mesotischen Region dargestellt. Die Ohrkapseln sind ventralwärts mit den Parachordalanlagen verbunden; auf jeder Seite geht von der Ohrkapsel eine Knorpelspange in dorsaler Richtung ab, gegen die Mittellinie wird dieselbe dünner, verbindet sich aber hier mit der entsprechenden der anderen Seite, und so ist bei diesem Stadium im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den jüngeren Larven ein geschlossenes, knorpeliges Schädeldach in dieser Region vorhanden.

An den unmittelbar nachfolgenden Schnitten verschwinden die Ohrkapseln, und der Vagus verlässt die Schädelhöhle zwischen der nach oben und außen gerichteten dorsalen Leiste des Parachordalknorpels nach unten und dem unteren Rande des metotischen Knorpels nach oben (vgl. Textfig. 11, den vierten Schnitt — 60 μ — distalwärts von dem der Textfig. 10). Gleichzeitig mit dem Schwunde der Ohrkapseln hat der Parachordalknorpel eine ähnliche Form angenommen wie die, welche wir von den jüngeren Stadien kennen; seine mittlere Partie ist nach außen konkav, während er dorsal- und ventralwärts leistenförmig vorspringt. Unterhalb der ventralen Leisten sind die Parasphenoidanlagen gelegen.

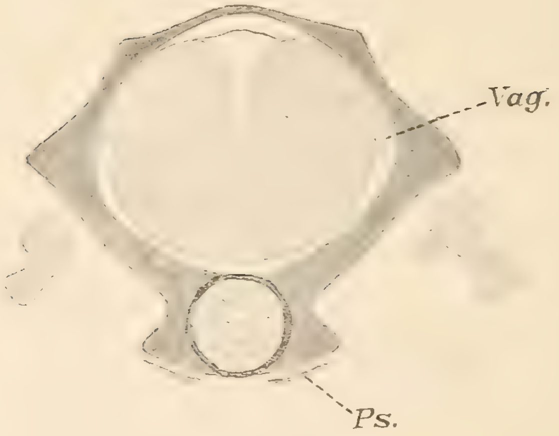
Distal von dem Vagusstamme vereinigt sich wieder, ganz wie bei den zwei jüngeren Larven, die dorsale Parachordalleiste mit dem metotischen Knorpel, so wie Textfig. 12, der vierte Schnitt distalwärts von dem der Textfig. 11, zeigt. Der distalen Verlängerung der äußeren Wand der Ohrkapsel entsprechend springt die knorpelige Schädelwand dreieckig nach außen vor. Die hierdurch gebildete Kante rundet sich distalwärts ab und ist vier Schnitte hinter dem der Textfig. 12 nicht mehr vorhanden.



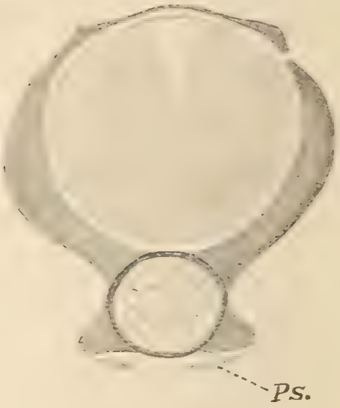
Textfig. 10.



Textfig. 11.



Textfig. 12.



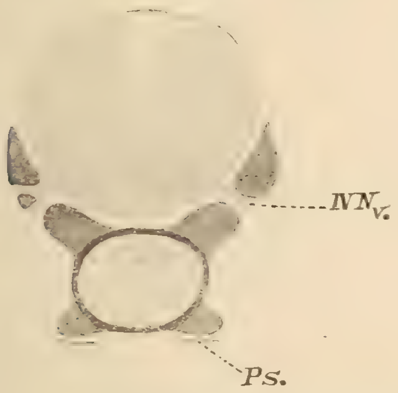
Textfig. 13.

Vergrößerung = 50.

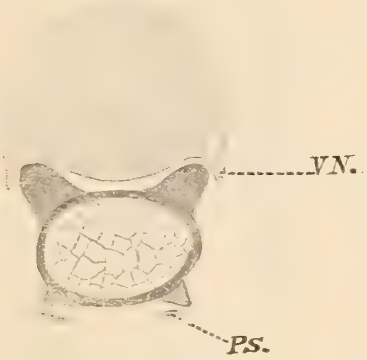
Durch die Knorpelwand der Schädelhöhle verläuft auch bei dieser Larve proximalwärts von der Stelle, wo sich das Muskelseptum zwischen dem ersten Myotom (*IIIM*) und dem zweiten (*IVM*) an die äußere Fläche der Wand befestigt, ein Kanal in der Richtung nach vorn und außen. Eben so wenig wie bei den jüngeren Larven gelang es mir hier einen Nerven in diesem Kanal nachzuweisen.

Der fünfte Schnitt distalwärts von dem der Textfig. 12 ist in Textfig. 13 gezeichnet. Das Schädeldach steht hier eben im Begriff zu schwinden; beiderseits wird die Medulla von den mächtig entwickelten dorsalen Parachordalleisten umfasst; die letzteren sind nur durch das sie nach außen bekleidende perichondrale Bindegewebe an den Seiten der Chorda mit den ventralen Leisten verbunden, nicht aber wie weiter proximalwärts (vgl. Textfig. 11 und 12) durch eine Zone von Knorpelgewebe.

An den nachfolgenden Schnitten verschwindet das Schädeldach ganz, und gleichzeitig nehmen die dorsalen Leisten an Höhe allmählich ab; nach oben werden ihre Kanten durch dichtes Bindegewebe dorsal von der Medulla mit einander verbunden.



Textfig. 14.



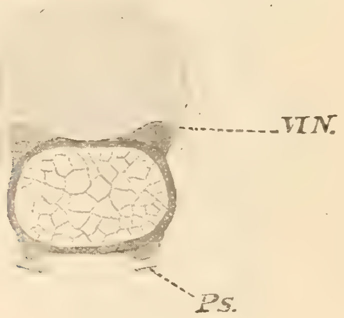
Textfig. 15.

Vergrößerung = 50.

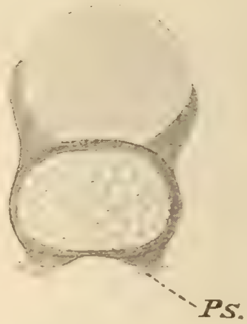
Sieben Schnitte distalwärts von dem der Textfig. 13 (vgl. Textfig. 14) durchbohrt eine ventrale Nervenwurzel die dorsale Parachordalleiste. Diese Wurzel, welche die mit IVN_v früher bezeichnete darstellt, verläuft zu dem zweiten Myotome (IVM). Wie aus der Figur hervorgeht, hat die Höhe sowohl der dorsalen wie auch der ventralen Leisten hier bedeutend abgenommen. Auch distalwärts von der Austrittsstelle der oben erwähnten Wurzel bemerken wir bei diesem Stadium wie bei den jüngeren Larven eine allmähliche Abnahme an Höhe der dorsalen Leisten, und elf Schnitte caudalwärts von dem der Textfig. 14 tritt, wie Textfig. 15 zeigt, der dem dritten Myotome (VM) entsprechende Nerv mit seinen beiden Wurzeln (VN_v und VN_d) über die Kante der dorsalen Leiste. Diese letztere wird distalwärts von dem Nerven nicht höher, sondern noch etwas niedriger, und zwölf Schnitte caudalwärts von dem der Fig. 15 (vgl. Textfig. 16) tritt der folgende Nerv (VIN) mit seinen beiden Wurzeln über die dorsale

Leiste, welche dann aber unmittelbar hinter dieser Stelle rasch höher wird, so dass schon an dem dritten Schnitte caudalwärts von dem der Textfig. 16 (vgl. Textfig. 17) die Anlage des ersten dorsalen Wirbelbogens durch ihre Mitte getroffen ist. Noch drei Schnitte weiter in distaler Richtung ist die dorsale Bogenanlage verschwunden, und beide Längsleistenpaare weisen jetzt eine sehr geringe Höhe auf, bestehen aber immer noch aus Knorpelgewebe. Über die dorsale Längsleiste tritt bald der folgende Nerv (*VIIN*) hervor, und distalwärts von diesem begegnet uns die Anlage des zweiten dorsalen Wirbelbogens.

An der Stelle, wo der mit *VIIN* bezeichnete Nerv von der Medulla abgeht, hört die Parasphenoidanlage beiderseits auf; wie die Textfiguren lehren, hat dieselbe, welche unmittelbar unter den ventralen Parachordalleisten gelegen ist, distalwärts an Breite etwas abgenommen.



Textfig. 16.



Textfig. 17.

Vergrößerung = 50.

Dem distalen Rande der zweiten dorsalen Bogenanlage entsprechend tritt eine Veränderung in dem Verhalten der Längsleistenpaare auf. Dieselben, welche proximalwärts durch die ganze Occipitalregion aus Knorpelgewebe bestanden haben, werden hier ganz niedrig, und ihre Grundsubstanz lässt sich nicht mehr durch das Hämatoxylin färben, sieht dagegen derjenigen eines Vorknorpels ähnlich. Sobald wir aber hinter die Austrittsstelle des folgenden Nerven (*VIIIN*) gelangt sind, werden die Leistenpaare wieder knorpelig und bilden die Anlagen der dritten dorsalen und ventralen Bogenpaare. Ähnlich verhalten sich die Längsleisten weiter distalwärts; den Austrittsstellen der Spinalnerven entsprechend bestehen sie aus Vorknorpelgewebe, zwischen denselben dagegen aus Knorpel.

Rippenanlagen lassen sich bei dieser Larve noch nicht nachweisen.

Von einer Larve gleicher Länge wie die oben beschriebene bringt

Fig. 28 einen Sagittalschnitt durch die Occipitalregion. Der Schnitt, welcher auf der rechten Seite der Medianebene gelegen ist, war so ausgefallen, dass der distale Theil der Occipitalregion jener Ebene näher durchschnitten ist als der proximale, was aus dem Verhalten der Chorda hervorgehen wird.

An der äußeren Fläche des Parachordalknorpels zwischen der dorsalen und ventralen Leiste sehen wir in der hier sich befindenden rinnenförmigen Vertiefung (vgl. die Querschnittsbilder von der oben beschriebenen Larve) die ventralen Theile von zwei Myotomen, welche, wie die Serie lehrt, die mit *IIIM* und *IVM* früher bezeichneten darstellen. Proximalwärts von dem ersten Myotome ist noch ein Rest des früher hier gelegenen Myotoms (*IIM*) bemerkbar, was an dem folgenden Schnitte deutlicher sichtbar ist.

Proximal von der ersten dorsalen Bogenanlage sind die beiden Wurzeln des mit *VIN* bezeichneten Nerven vom Schnitte getroffen, zwischen der ersten und zweiten Bogenanlage eben so die beiden Wurzeln des mit *VIIN* bezeichneten. Die einzelnen Wurzeln des mit *VN* bezeichneten Nerven sind wegen der Schnittrichtung hier nicht zu sehen, wir bemerken nur den Nervenstamm selbst nach der Vereinigung der beiden Wurzeln.

Wie wir an dem Horizontalschnitte durch die 20 mm lange Larve (vgl. Fig. 27) sahen, springt die dorsale Parachordalleiste unmittelbar distalwärts von dem mit *VN* bezeichneten Nerven nach außen vor; an dem vorliegenden Schnitte wird darum dieser Theil proximalwärts und nach oben von dem übrigen Theile der Parachordalleiste durch eine Spalte getrennt, in welcher jener Nervenstamm gelegen ist. Proximalwärts von dem erwähnten Nerven bemerken wir zwei Vertiefungen des oberen Randes des Parachordalknorpels. Die erstere dieser Gruben entspricht der inneren Öffnung des bei den jüngeren Larven beschriebenen Kanals, welcher ungefähr in der Mitte des mit *IIIM* bezeichneten Myotoms die dorsale Parachordalleiste durchbohrt. Die folgende Vertiefung entspricht in ähnlicher Weise der inneren Öffnung desjenigen Kanals, durch welchen der erste Nerv ($IVN_{v.}$) von der Medulla nach außen und proximalwärts zu dem zweiten Myotome (*IVM*) verläuft. Da an dem vorliegenden Schnitte der Richtung der dorsalen Parachordalleiste entsprechend (vgl. Fig. 27) der zweite Nerv (*VN*) an dem äußeren, der erste Nerv ($IVN_{v.}$) dagegen an dem inneren Rande der Parachordalleiste getroffen ist, scheinen diese Nerven einander näher zu liegen als die distalwärts folgenden.

Was die vorliegende Larve sonst betrifft, so finde ich hier ein ähnliches Verhalten der beiden Längsleistenpaare und der aus denselben hervorgegangenen dorsalen und ventralen Bogenanlagen wie bei dem zuletzt oben beschriebenen Stadium.

II. Frühere Untersuchungen.

Amia calva.

Die einzigen Angaben, welche — so weit mir bekannt — über die Entwicklung der Occipitalregion von *Amia* in der Litteratur vorliegen, finden sich in der Arbeit von ALLIS (I, 1897). Leider ist seine kurze Beschreibung von keinen Abbildungen begleitet. Aus seinen Resultaten hebe ich hier hervor, dass er als Erster die Entwicklung der Occipitalspange vollkommen richtig beschrieben hat. Von den zwei Wirbelkörperanlagen, welche mit dem Basilarknorpel später verschmelzen, hat ALLIS nur die distale gesehen. Von den eigenthümlich geformten Wirbelkörperanlagen, welche von ihm »the dorsal processes« genannt werden, liefert er auch eine zutreffende Beschreibung. Die dorsalen Wurzeln seiner Occipitalnerven (der von mir mit $IIIN_v$ und IVN_v bezeichneten Nerven) sind, wie er annimmt, entweder zu Grunde gegangen, oder mit dem Vagus verschmolzen. Wörtlich äußert sich der Autor über diese Verhältnisse im Anschluss an seine Beschreibung einer 12 mm langen Larve folgendermaßen: »The occipitale laterale, at this age, may therefore be considered as a dorsal occipital arch that has inclined forward against the hind end of the auditory vesicle, or as parts of three such arches that have fused with each other and are about to fuse with the auditory vesicle, as later stages show. In the former case, the arch, inclining forward, has pushed before it, against the vagus, the dorsal roots of two occipital nerves; in the latter, the two dorsal occipital roots, if they do not abort, have, in joining and fusing with the vagus, cut through the ventral ends of ‚Anlage' of two dorsal arches, so retarding or deranging their development that no traee of their ventral ends is found in 12 mm larvae. The vagus, under either supposition, would lie immediately behind the hind wall of the auditory vesicle, and would, if the dorsal occipital roots have not entirely disappeared, be formed by the fusion of the dorsal roots of three or more post-auditory nerves. That the occipitale laterale represents three rather than one dorsal arch is shown by its relations to the muscle segments and intermuscular septa« (p. 727).

Aus der Zusammenfassung desselben Autors führe ich noch Folgendes an: »The development of the occipitale laterale indicates that that bone is formed of parts of three occipital dorsal arches. It is pierced by two ventral occipital nerves, and the nervus vagus issues along its anterior margin between it and the hind wall of the auditory capsule. It gives attachement to three intermuscular septa. Posterior to it, on the dorsal surface of the basioccipitale, there are two complete dorsal arches, each giving attachement to an intermuscular septum. In front of each of these two arches there is a complete spinal nerve with dorsal and ventral roots and dorsal ganglion. There are thus five ventral segments indicated in the occipital region of the skull of *Amia*, the first, or most anterior, segment not being represented by a nerve, unless the vagus be, in post, that nerve. The posterior of these five segments fuses with the hind end of the skull in post-larval stages« (p. 754).

Lepidosteus osseus.

Auch über die Entwicklung der Occipitalregion von *Lepidosteus* liegt früher nur eine Arbeit vor, und zwar die von PARKER (X, 1882). Der Autor liefert eine Reihe von Querschnittbildern durch das Cranium mehrerer Larven, an welchen man das Verhalten der Parachordalknorpel richtig dargestellt sieht. Die Weichtheile werden nicht berücksichtigt; auch wird die uns hier interessirende Frage, die Angliederung von Körpersegmenten an das Cranium, in der Arbeit nicht behandelt.

C. Rückblick und Schlussbemerkungen.

In einer Übersicht über die oben gewonnenen Resultate wollen wir zunächst das Verhalten der Myotome und Nerven kurz betrachten. Wir beginnen hier mit *Lepidosteus*, da wir von diesem die jüngsten Stadien untersuchen konnten.

Wie das Schema p. 498 zeigt, fanden wir bei einer 6 mm langen Larve distalwärts von der Ohrblase das erste Myotom, dasselbe war deutlich kleiner als die nachfolgenden und enthielt keine Muskelfasern. Wir bezeichneten dieses Myotom mit *IM*. Eben so wenig wie das nachfolgende Myotom besaß dasselbe irgend eine Nervenwurzel. Erst dem dritten Myotome entsprechend war eine ventrale Wurzel nachweisbar, und erst von dem vierten an kamen beiderseits auch dorsale Wurzeln vor. Schon bei wenig älteren Larven war das erste Myotom (*IM*) zu Grunde gegangen, während das zweite (*IIM*) seinen Platz unmittelbar distal von der Ohrblase eingenommen hatte. Während der nächstfolgenden Entwicklungszeit trat weiter die Veränderung in den durch das Schema dargestellten Verhältnissen ein, dass sowohl die dem Myotom *III* entsprechende ventrale, wie auch die dem Myotom *IV* entsprechende dorsale Wurzel zu Grunde ging. Bei einer 11 mm langen Larve fanden wir z. B., dass die zwei ersten Myotome (*IIM* und *IIIM*) keine Nerven besaßen, zu dem dritten (*IVM*) verlief eine ventrale Wurzel und erst zu dem vierten Myotome (*VM*) ein Nerv, welcher zwei Wurzeln besaß.

Eine weitere Reduktion der Zahl der Nerven ließ sich während der Entwicklung nicht nachweisen, dies war aber mit der Zahl der Myotome der Fall, indem schon bei einer 20 mm langen Larve das mit *IIM* bezeichnete Myotom keine Muskelfasern mehr enthielt; bei den ältesten der von mir untersuchten Larven, die 23 mm lang waren, schloss sich das mit *IIIM* bezeichnete Myotom der Ohrkapsel fast unmittelbar an. Während der Entwicklung von einem 6 mm langen Stadium bis zu einem 23 mm langen sehen wir also, dass die

Myotomreihe eine proximale Verschiebung von zwei Myotomlängen erfahren hat.

Wie wir weiter unten einsehen werden, spricht Alles dafür, dass das erste Myotom, welches wir bei dem erwachsenen Thiere vorfinden, und zu dem die erste ventrale Nervenwurzel (IN_v) verläuft, dem zweiten Myotome (*IVM*) des ältesten von mir untersuchten Stadiums entspricht. Diejenige weitere Veränderung, welche in dem Verhalten der Myotome und Nerven während der Zeit vor sich geht, die zwischen dem ältesten Stadium und dem ausgewachsenen Zustande gelegen ist, besteht also nur in dem Untergange des mit *IIIM* bezeichneten Myotoms und in dem weiteren Vorwärtsrücken der Myotomreihe der Länge des untergegangenen Myotoms entsprechend.

Vergleichen wir nun das jüngste Stadium von *Amia*, über welches oben (p. 481) berichtet wurde, und das eine Länge von 9 mm besaß, mit den jüngeren Stadien von *Lepidosteus*, so ergiebt eine nähere Betrachtung des allgemeinen Entwicklungszustandes des ersteren (auf welchen hier nicht eingegangen werden soll) als Resultat, dass dasselbe als ein zu der oben erwähnten 11 mm langen Larve von *Lepidosteus* korrespondirendes Stadium zu betrachten ist.

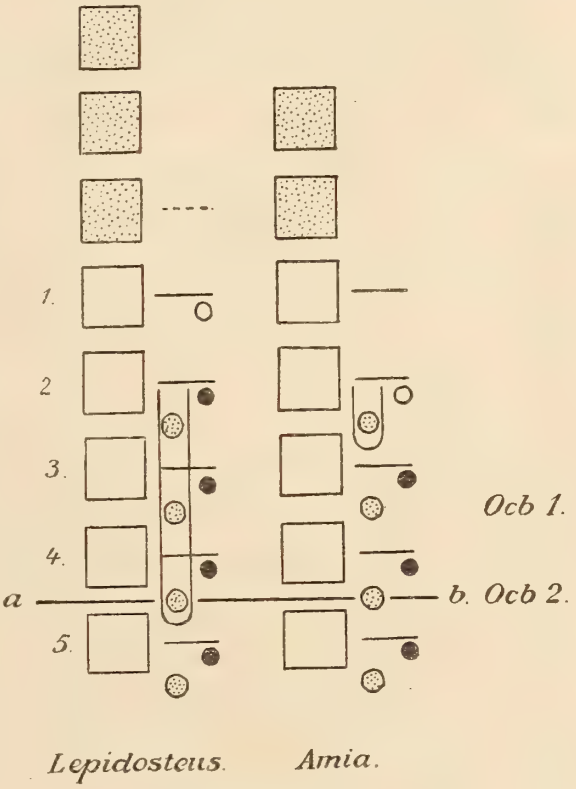
Wie das Schema p. 483 zeigt, besaßen bei jener *Amia*-Larve die zwei distalwärts von der Ohrkapsel folgenden Myotome keine Nerven, zu dem dritten Myotome verlief eine ventrale Nervenwurzel, und erst der folgende, dem vierten Myotome entsprechende Nerv besaß zwei Wurzeln. Wir sehen also ein Verhalten, welches dem der 11 mm langen *Lepidosteus*-Larve ganz ähnlich ist. Aller Wahrscheinlichkeit nach können wir darum die Segmente dieser beiden Stadien mit einander direkt homologisiren, und wir gelangen also zu dem Resultate, dass das bei *Amia* mit *IM* bezeichnete Myotom das Homologon des bei *Lepidosteus* mit *IIM* bezeichneten darstellt. Die Verhältnisse bei der jüngsten *Lepidosteus*-Larve machen es auch wahrscheinlich, dass es durch eine Untersuchung jüngerer Larven von *Amia* gelingen wird, auch hier ein Myotom nachzuweisen, welches proximal von dem von mir als dem ersten gefundenen gelegen ist, und welches schon früh zu Grunde geht.

Während der weiteren Entwicklung der Occipitalregion von *Amia* konnte ich ganz wie bei *Lepidosteus* das Zugrundegehen des ersten der beiden von keinen Nerven versorgten Myotome feststellen. Als ein Unterschied von den Verhältnissen bei *Lepidosteus* ist zu erwähnen, dass die dem zweiten Nerven angehörige dorsale Wurzel bei *Amia* schon recht früh zu Grunde geht, während die entsprechende

Wurzel bei *Lepidosteus* dagegen auch bei dem erwachsenen Thiere erhalten bleibt.

Vergleichen wir schließlich das Verhalten der Nerven und Myotome der erwachsenen *Amia* mit jenem der ältesten der von mir untersuchten Larven, so sehen wir auch hier als einzigen Unterschied zwischen beiden das Zugrundegehen des ersten nervenlosen Myotoms der Larve.

Nach dem oben Angeführten können wir unsere Resultate über die Entwicklung der Myotome und Nerven der Occipitalregion von *Lepidosteus* und *Amia* in die beistehende diagrammatische Darstellung zusammenfassen. Die Rechtecke stellen die Myotome dar, die horizontalen Linien, welche gegenüber der Mitte derselben liegen, die ventralen Nervenwurzeln und die kleineren Kreise, die unter diesen Linien gelegen sind, die entsprechenden dorsalen Wurzeln. Die punktirten Rechtecke bezeichnen diejenigen Myotome, welche sich während der Entwicklung nachweisen lassen, bei dem ausgewachsenen Thiere dagegen verschwunden sind. In ähnlicher Weise bezeichnen die punktirten horizontalen Linien diejenigen ventralen Nervenwurzeln, die kleinen weißen Kreise diejenigen dorsalen, welche während der Entwicklung zu Grunde gehen. Durch die horizontale Linie *ab* ist die Grenze zwischen dem Basioccipitale und dem ersten freien Wirbelkörper der erwachsenen Fische angedeutet. Auf die zwischen den Myotomen gelegenen größeren punktirten Kreise, welche die dorsalen Bogenanlagen darstellen, kommen wir unten zurück.



Schema 3.

Nach dieser Betrachtung der Myotome und Nerven wenden wir uns zu dem Verhalten der Sclerotome der Occipitalregion. Wir beginnen auch hier mit *Lepidosteus*.

An einer 9 mm langen Larve fanden wir in der mesotischen Region die Parachordalanlagen als eine plattenförmige, unsegmentirte Gewebsverdichtung, welche distalwärts an Breite und Deutlichkeit rasch verlor und ihre Fortsetzung in das die Chorda umgebende Mesodermgewebe fand, welches noch keine Differenzirung in dorsale und ventrale Längsleisten unterscheiden ließ.

An einer 11 mm langen Larve bestanden die Parachordalanlagen aus deutlichem Vorknorpelgewebe, welches in der mesotischen Region mit den Ohrkapseln zusammenhing. Distal von dem Vagus von der Insertionsstelle des ersten Myotoms an zeigte jede Parachordalanlage eine nach außen konkave Seitenfläche (vgl. Fig. 19), während ihre dorsale und ihre ventrale äußere Kante leistenförmig vorsprangen. Mit dem oberen Rande der dorsalen Leiste hing das dichte Bindegewebe eng zusammen, welches seitwärts von der Medulla zwischen letzterer und den Myotomen gelegen war. In distaler Richtung zeigte der mittlere Theil der Parachordalanlage eine allmähliche Abnahme der Dicke, so dass die Verbindungszone zwischen der dorsalen und ventralen Leiste immer dünner wurde und schließlich ganz verschwand. Übrig blieben in dieser Weise nur die beiden Leisten, und diese setzten sich distalwärts durch die Rumpfsegmente fort. Von großer Wichtigkeit ist nun das Verhalten der dorsalen Leiste zwischen den einzelnen Nerven.

Distalwärts von dem ersten Nerven, den wir bei der 11 mm langen Larve antrafen, und welcher auch den ersten distal vom Vagus gelegenen Nerven des Erwachsenen darstellte, war die dorsale Leiste weder höher, noch veränderte sich der Aneinanderschluss ihrer Zellen. Die Leiste nahm von einer Stelle, welche proximal von den betreffenden Nerven gelegen war, distalwärts an Höhe allmählich ab und war dort, wo der folgende Nerv über sie nach außen trat, ganz niedrig. Unmittelbar distalwärts von dem letzteren Nerven zeigte aber die dorsale Leiste ganz wie auch hinter jedem der folgenden Spinalnerven einen größeren Zellenreichthum. Diese dichteren Stellen der dorsalen Längsleiste waren als die ersten Anlagen dorsaler Bogen aufzufassen.

Wie an dem 11 mm langen Stadium fanden wir auch an einer 12 mm langen Larve die erste dorsale Bogenanlage zwischen dem zweiten und dritten Rückenmarksnerven.

An dem folgenden Stadium von 15 mm Länge, wo die Parachordalanlagen und ihre direkten Fortsetzungen, die dorsalen und ventralen Längsleisten, in der Occipitalregion schon aus jungem Knorpelgewebe bestanden, bemerkten wir keine diskrete dorsale Bogenanlage mehr zwischen dem zweiten und dritten Nerven, eine solche war erst zwischen dem dritten und vierten Nerven vorhanden. Hinter dem zweiten Nerven sahen wir nur eine Zunahme der Dichte des sich der dorsalen Leiste nach oben anschließenden Bindegewebes.

Wie ein Horizontalschnitt durch die Occipitalregion einer 20 mm langen Larve zeigte (vgl. Fig. 27) war hier die dorsale Leiste zwischen dem ersten und zweiten wie auch zwischen dem zweiten und dritten Nerven an den Stellen, welche nach ihrem Verhalten zu den Muskelsepten den weiter hinten gelegenen dorsalen Bogen entsprachen, deutlich verdickt und sprang hier nach außen vor. Die erste freie dorsale Bogenanlage fand sich aber erst zwischen dem dritten und vierten Nerven.

Bei *Lepidosteus* wurde ein Schädeldach in der Occipitalregion dadurch gebildet, dass der Knorpel, welcher in der mesotischen Region die Ohrkapseln mit einander verband, sich distalwärts ausbreitete und mit der oberen Kante der dorsalen Parachordalleiste beiderseits sich vereinigte.

Was eine Segmentirung der ventralen Längsleiste betrifft, so konnte ich eine solche mit Sicherheit erst an einer 23 mm langen Larve feststellen. Das erste Paar von ventralen Bogenanlagen entsprach hier dem dritten Paare diskreter dorsaler Bogen. Weiter proximalwärts war keine Segmentirung der ventralen Längsleisten nachweisbar. An derselben Larve, welche die älteste meines Materials war, ließen sich noch keine Wirbelkörperanlagen nachweisen.

Als Resultat meiner Untersuchung über die Entwicklung des Skeletts der Occipitalregion von *Lepidosteus* geht also hervor, dass derjenige Theil des Occipitale laterale, welcher bei dem Erwachsenen (vgl. Fig. 17) proximalwärts von dem ersten Nerven ($1\,N_v$) und zwischen diesem und dem nächst folgenden ($2\,N$) gelegen ist, auf keinem Entwicklungsstadium einen anderen segmentalen Bau aufweist, als den, welcher in seinem Verhalten zu den Muskelsepten zum Vorschein kommt. Derjenige Theil, welcher zwischen dem zweiten und dritten Nerven sich befindet, wird ursprünglich wie ein diskreter dorsaler Wirbelbogen angelegt, verschmilzt aber schon früh in der Entwicklung mit dem proximal gelegenen, unsegmentirten Theil des Schädels und büßt seine Selbständigkeit vollkommen ein. Der jetzt folgende Theil des Occipitale laterale, der bei den Erwachsenen zum Theil durch eine Sutur mit dem proximal gelegenen verbunden wird, und welcher eine große Ähnlichkeit mit einem breiten dorsalen Wirbelbogen aufweist, entsteht durch die Verschmelzung zweier diskreter Wirbelbogen, welche, was Größe, Verhalten zu den Nerven und Muskelsepten und gegenseitige Entfernung betrifft, ganz mit den nachfolgenden Bogenanlagen übereinstimmen, nur werden ihre Basaltheile schon bei einer 23 mm langen Larve mit einander und mit dem proximal gelegenen Theil des Schädelbodens durch Knorpelgewebe, nicht wie die nachfolgenden durch Vorknorpelgewebe verbunden.

Während der späteren Entwicklung verschmelzen also diese beiden Bogenanlagen mit einander und mehr oder weniger innig auch mit dem Occipitale laterale. An der Bildung des letzteren betheiligen sich also auch drei ursprünglich frei angelegte dorsale Wirbelbogen, was an der diagrammatischen Darstellung der Occipitalregion p. 513, wo die Bogenanlagen, welche in die Bestandtheile des Schädels eintreten, durch eine Linie umgeben sind, angedeutet ist.

In gewissen Punkten recht verschieden von der Entwicklungsweise des Skeletts in der Occipitalregion von *Lepidosteus* fanden wir die Entwicklung bei *Amia* vor sich gehen. Das, was hier der Occipitalregion ihre Eigenheit giebt, ist vor Allem das Verhalten der Occipitalspange.

An der jüngsten der von mir untersuchten Larven, die eine Länge von 9 mm besaß, gestalteten sich die Verhältnisse in der mesotischen Region denjenigen des korrespondirenden Stadiums von *Lepidosteus* noch sehr ähnlich. Die aus Vorknorpel bestehenden Parachordalanlagen waren nach außen mit den Ohrkapseln verbunden. Das Schädeldach bestand hier nur noch aus dem die Ohrkapseln dorsalwärts verbindenden dichten Bindegewebe. Distalwärts zeigten die Parachordalanlagen eine rasche Abnahme der Breite und gingen allmählich in das die Chorda umgebende Mesodermgewebe über, welches von der Austrittsstelle des zweiten Nerven an, welcher letzterer auch dem zweiten Nerven ($2\,N_v$) des Erwachsenen (vgl. Textfig. 1) entspricht, die Anlagen der beiden Längsleistenpaare unterscheiden ließ. Eine Zunahme der Dichte des perichordalen Mesodermgewebes distalwärts von dem ersten Nerven, zwischen diesem und dem zweiten war nicht vorhanden. Unmittelbar distalwärts von der Austrittsstelle des zweiten Nerven wurde die dorsale Längsleiste beiderseits deutlich mächtiger und bestand hier schon im Gegensatz zu dem weiter distalwärts gelegenen Theile aus Vorknorpelgewebe. Diese dichtere Partie der Längsleiste stellte die Basis der Occipitalspange dar, welche sich von hier ab proximalwärts nach oben und etwas nach außen über die Austrittsstelle des zweiten Nerven erstreckte.

Während der weiteren Entwicklung nahmen die Parachordalanlagen distalwärts an Ausbreitung zu und verschmolzen mit den Basaltheilen der Occipitalspangen. Auch diese letzteren nahmen an

Dicke und Länge zu, und ihre proximalen Enden verbanden sich mit den distalen unteren, äußeren Ecken des sich von der mesotischen Region caudalwärts ausdehnenden knorpeligen Schädeldaches. Hinter den Ohrkapseln wurde in dieser Weise beiderseits ein dreieckiges Loch gebildet, durch welches dicht hinter der Ohrkapsel der Vagus austrat, während weiter distalwärts die beiden ersten Rückenmarksnerven die Schädelhöhle verließen. Recht früh wurde der vordere Theil dieses Loches durch eine dünne Knorpelspange von dem hinteren Theile abgegrenzt.

Der erste freie dorsale Wirbelbogen kam zwischen dem dritten und vierten Nerven zur Entwicklung; derselbe zeigte die gleiche Form wie die nachfolgenden.

Die am meisten proximal gelegene Wirbelkörperanlage entsprach bei *Amia* der Anlage des ersten Occipitalbogens (vgl. Fig. 7). Diese erste Wirbelkörperanlage war deutlich kleiner als die nachfolgenden, und schon nach kurzer Zeit verschmolz dieselbe mit dem proximal gelegenen, unsegmentirten Basilarknorpel und dem Basaltheile der Occipitalspange. Die dem zweiten Occipitalbogen entsprechende Wirbelkörperanlage verhielt sich in jeder Beziehung wie die nachfolgenden; eine Verschmelzung derselben mit dem Basilarknorpel war bei der ältesten der von mir untersuchten Larven, welche eine Länge von 27,5 mm besaß, noch nicht eingetreten.

Die Entwicklung der Occipitalregion von *Amia* zeigt also, dass derjenige Theil des Basioccipitale, welcher den beiden freien Occipitalbogen (SAGEMEHL) entspricht, durch eine Verschmelzung der diesen Bogen angehörigen zwei Wirbelkörper mit der Schädelbasis hervorgegangen ist und nicht, wie GEGENBAUR für *Polypterus* behauptet, durch ein Zugrundegehen dieser Wirbelkörper und ein sekundäres Übertreten der frei gewordenen dorsalen Bogen auf das Basioccipitale. In wie weit GEGENBAUR's Annahme, was *Polypterus* betrifft, stichhaltig ist, wird auch hier erst eine Untersuchung der Entwicklung der Occipitalregion zu entscheiden vermögen. Das Verhalten des erwachsenen Individuums scheint mir keinen bestimmten Schluss hierüber genügend zu rechtfertigen.

Die Assimilation der beiden Wirbelkörper ist, wie die Ontogenese deutlich zeigt, in zwei Etappen vor sich gegangen. Zuerst ist der erste Körper dem Schädel assimilirt worden, während der zweite durch eine längere Zeit noch als freier Wirbel bestand, dann ist aber auch dieser mit dem Basioccipitale verschmolzen.

Eine andere Frage, deren Lösung wir in der Entwicklungsgeschichte der Occipitalregion von *Amia* suchten, war diejenige, ob der proximal von dem ersten Occipitalbogen, zwischen dem zweiten und dritten Nerven gelegene, verdickte Theil des Occipitale laterale als ein dem Schädel assimilirter dorsaler Bogen zu deuten wäre.

Auch hier meine ich, dass die Ontogenie eine Antwort liefert, indem ich nach der Entwicklungsweise der Occipitalspange es kaum als zweifelhaft ansehen kann, dass dieselbe aus einem dorsalen Bogen hervorgegangen ist. Hierfür spricht ihre Entstehung aus der dorsalen Längsleiste vollkommen unabhängig von dem Parachordalknorpel und auch ihr Verhalten zu den Nerven und Muskelsepten. Dieser dorsale Bogen hat wesentliche Umänderungen durchgemacht, indem derselbe schon sehr früh nicht wie die nachfolgenden Bogen eine nach oben und etwas nach hinten gekehrte Richtung zeigt, sondern proximalwärts wächst und sich mit dem Schädeldache verbindet, wie einen hinteren Grundpfeiler des letzteren bildend.

Durch dieses eigenthümliche Verhalten der Occipitalspange, welches wahrscheinlich mit der hohen, gewölbten Form des Schädels der *Amia*-Larven in Zusammenhang zu bringen ist, gewinnt, wie wir gesehen haben, die Occipitalregion dieses Fisches während der Entwicklung eine ganz andere Konfiguration als diejenige von *Lepidosteus*.

Von dem ersten nachweisbaren dorsalen Bogen, welcher in das Occipitale laterale eingezogen wird, findet man, wie oben genauer erwähnt wurde, bei der erwachsenen *Amia* (vgl. Textfig. 1) deutlichere Reste als bei *Lepidosteus* (vgl. Fig. 17). In diesem Verhalten einen primitiveren Zustand bei *Amia* als bei *Lepidosteus* sehen zu wollen (wie Sagemehl es zu thun scheint, XII, 1891, p. 523—24) ist gewiss nicht berechtigt. Wegen der besonderen Bedeutung und der damit verbundenen Umgestaltung dieses Bogens, sehen wir denselben früher als alle die anderen entstehen und den letzteren in Entwicklung immer vorauseilen. Das Vortreten dieses Theiles bei dem erwachsenen Exemplare von *Amia* scheint vor Allem auf seiner Rolle während der Entwicklung zu beruhen.

Dass die distalwärts von dieser ersten Bogenanlage gelegenen zwei Occipitalbogen bei *Amia* frei bleiben, bei *Lepidosteus* aber mit einander und dem Occipitale laterale mehr oder weniger innig verschmelzen, hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass diese dorsalen Bogen bei *Lepidosteus* im Gegensatz zu dem Verhalten bei *Amia* mit dem Basioccipitale, wie die übrigen dorsalen Bogen mit ihren Körpern, synostotisch verbunden sind. Durch diese Immobilisation der Bogen ist wahrscheinlich hier ihre Assimilation befördert worden.

Wir sehen nach dem oben Angeführten, dass derjenige Theil des Occipitale laterale, welcher bei dem Erwachsenen zwischen dem zweiten und dritten Nerven gelegen ist, aus einem ursprünglich freien dorsalen Bogen sowohl bei *Lepidosteus* als auch bei *Amia* hervorgegangen ist. Dass auch der zwischen dem ersten und dem zweiten Nerven gelegene Theil des Occipitale laterale, ja sogar der zwischen dem ersten und einem proximal von diesem während der Entwicklung bei *Lepidosteus* noch nachweisbaren Nerven gelegene Theil aus freien dorsalen Bogen ursprünglich stammen, das müssen wir wohl nach den schönen Untersuchungen von SEWERTZOFF über die Entwicklung der Occipitalregion vom Sterlett für sehr wahrscheinlich halten. Bei den Knochenganoiden werden aber, wie wir gesehen haben, diese Bogen nicht mehr frei angelegt.

Wenn wir nun die Occipitalspange von *Amia* als einen umgestalteten dorsalen Bogen auffassen, so müssen wir uns wieder fragen, ob auch ein diesem Bogen entsprechender Wirbelkörper früher bestanden hat. Wie oben gezeigt, lässt sich während der Entwicklung kein solcher Wirbelkörper nachweisen; vorläufig lässt sich darum wohl kaum die Frage entscheiden, ob die Gliederung des Skeletts dieser Region überhaupt nur auf eine Zeit beschränkt war, zu welcher noch keine Wirbelkörper gebildet waren, oder ob wohl auch hier ein freier Wirbel einmal bestand, sein Körper aber so früh mit der Schädelbasis verschmolz, dass derselbe nicht mehr frei angelegt wird, wie es z. B. für die proximal gelegenen Theile des Occipitale laterale angenommen werden muss.

Nachdem wir oben das Verhalten der dorsalen Bogen und der Wirbelkörper der Occipitalregion betrachtet haben, bleibt uns noch übrig die ventralen Bogen kurz zu erwähnen.

Wie früher genauer beschrieben, besteht bei *Amia* der jedem dorsalen Bogen entsprechende ventrale bei den Larven aus einem länglichen Knorpelstücke, welches die Chorda nach unten und außen umschließt. Die äußere Fläche dieses Knorpelstückes ist schwach konkav; von seiner dorsalen Partie springt der Basalstumpf nach außen vor, ventralwärts bildet dasselbe eine nach unten gerichtete Leiste, welche durch straffes Bindegewebe mit der entsprechenden Leiste der anderen Seite verbunden wird. Unmittelbar unterhalb dieses Bindegewebes verläuft die Aorta.

Deutliche ventrale Bogenanlagen kommen in der Occipitalregion den beiden in das Basioccipitale später eintretenden Wirbeln zu; auch der entsprechende Theil der unmittelbar proximal gelegenen Partie des unsegmentirten Basilarknorpels zeigt aber einen Bau, welcher den distalwärts folgenden ventralen Bogenanlagen sehr ähnlich ist, und welcher darauf hinzudeuten scheint, dass hier früher ein dem ersten nachweisbaren dorsalen Bogen (der Occipitalspange) entsprechender diskreter ventraler Bogen bestanden hat.

Jedem Körpersegmente kommen im Rumpfe bei den Knochenganoiden ein Paar von Myotomen, ein Spinalnervenpaar und ein Paar dorsaler und ventraler Bogen zu, endlich als eine mehr sekundäre Bildung ein Wirbelkörper. Alle diese Theile können wir nach dem oben Angeführten in den zwei hintersten von den bei *Amia* in den Schädel eingezogenen Segmenten nachweisen, in dem proximalen derselben den Wirbelkörper jedoch nur in einer reducirten Gestalt. In dem unmittelbar proximal von diesen beiden gelegenen Segmente finden wir noch die dorsalen und ventralen Bogen, wenngleich beide recht verändert, weiter die Myotome und das Spinalnervenpaar, die dorsalen Wurzeln des letzteren bestehen jedoch nur durch kurze Zeit. Nur ein Wirbelkörper lässt sich hier nicht nachweisen. In dem folgenden Segmente waren von allen diesen metameren Bildungen nur die Myotome und die ventralen Wurzeln übrig und in den noch weiter proximalwärts folgenden Segmenten nur die Myotome.

Durch ihre Gestalt unterscheiden sich die ventralen Bogenanlagen von *Amia* bedeutend von denjenigen von *Lepidosteus*, indem wir an den letzteren, jedenfalls so weit mein Material reichte, keine Sonderung in einen dorsalen Basalstumpf und eine ventrale Leiste vorfanden. Wenn wir uns nun an die Knorpelstückchen resp. Knorpelleisten erinnern, welche wir an der Basis der distalen Partie des Occipitale laterale und der Wirbelkörper von *Amia* vorfanden (vgl. Textfig. 2), so muss die Annahme nahe liegen, dass diese sich aus den ventralen Theilen der unteren Bogenanlagen der Larven entwickelt haben.

Wie früher (p. 476) erwähnt wurde, führt Sagemehl die Konkrescenz von Wirbeln mit dem Basioccipitale bei *Amia* auf eine Immobilisation der ersteren durch die distale Ausbreitung des Parasphenoid zurück.

Wenn wir nun bei einer 16 mm langen Larve von *Amia* finden, dass das Parasphenoid bis zu der ersten Wirbelkörperanlage reicht, nach der Verschmelzung dieser Anlage aber bis zu der proximalen Grenze der nächsten Anlage und bei dem Erwachsenen endlich ungefähr zu der Grenze zwischen dem aus diesen zwei Wirbelkörperanlagen hervorgegangenen Theile des Basioccipitale und dem jetzt ersten freien Wirbelkörper, so könnten diese Thatsachen für SAGEMEHL's Auffassung scheinbar sprechen. In der That erlauben sie wohl aber kein sicheres Urtheil über das causale Verhalten zwischen der Wirbelassimilation und der Ausbreitung des Parasphenoid. Wenn die Auffassung von SAGEMEHL richtig wäre, könnte man also erwarten, dass die Parasphenoidknochen sich immer weiter distalwärts ausbreiteten und einen ganz beliebigen Theil der Wirbelsäule immobilisirten.

Es darf wohl nicht ausgeschlossen werden, dass dort, wo eine Assimilation von Wirbelkörpern schon angefangen hat, eine Ausbreitung des Parasphenoid erleichtert werden kann und dadurch wieder die vollkommene Verschmelzung dieser Wirbel mit dem Schädel beschleunigt; dass dagegen der ganze Assimilationsprocess auf eine Ausbreitung jenes Knochens sich zurückführen lässt, darin werden wohl kaum Viele sich dem verdienten Untersucher des Fischschädels anschließen können.

Das Eintreten von Wirbeln oder richtiger von Sclerotomen in die Bildung des Schädels ist wohl vor Allem in einer Rückbildung der entsprechenden Myotome[1] (von speciellen Fällen hier ganz abgesehen) und einer dadurch bedingten verringerten Beweglichkeit der Skeletttheile zu suchen; eine herabgesetzte Beweglichkeit wird aber überall dort, wo Knochen oder Knorpel mit einander verbunden sind, während der phylogenetischen Entwicklung schließlich zu einer Verschmelzung führen.

Litteraturverzeichnis.

I. EDW. PH. ALLIS, The cranial muscles and cranial and first spinal Nerves in Amia calva. Journ. of Morphol. Vol. XII. 1897.

II. H. BRAUS, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. SEMON's Forschungsreisen. Bd. I. 1900.

III. T. W. BRIDGE, The cranial osteology of Amia calva. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XI. 1877.

IV. FRORIEP, Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I. Beobachtungen an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1883. II. Beobachtungen an Säugethierembryonen. Ibid. Jahrg. 1886.

---

[1] Vgl. FÜRBRINGER (VI, 1897, p. 543—544).

V. Derselbe, Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Anat. Anz. Bd. II. 1887.

VI. M. Fürbringer, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergl. Morphologie. Festschr. f. C. Gegenbaur. Bd. III. 1897.

VII. C. Gegenbaur, Über die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschr. f. A. v. Kölliker. 1887.

VIII. E. Göppert, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.

IX. Joh. Müller, Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Abh. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1844, 1846.

X. W. K. Parker, On the development of the Skull in Lepidosteus osseus. Philosophic. Transact. of the Royal soc. of London. Vol. CLXXIII. Part II. 1882.

XI. M. Sagemehl, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische, I. Das Cranium von Amia calva L. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1884.

XII. Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Ibid. Bd. XVII. 1891.

XIII. A. Sewertzoff, Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bulletin de la société imperiale des naturalistes de Moscou. 1895. Nr. 2.

XIV. Derselbe, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen. Ibid. Année 1898. Nr. 2 u. 3.

XV. J. W. van Wijhe, Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Archiv für Zool. Bd. V. Heft 3. 1882.

Erklärung der Abbildungen.

Die Segmente der Larven tragen als Bezeichnungen römische Ziffern, diejenigen der erwachsenen Thiere arabische. Mit *I* ist sowohl bei *Amia* wie auch bei *Lepidosteus* das erste Segment bezeichnet, welches bei der jüngsten von den untersuchten Larven sich hinter der Ohrblase befand, mit *II* das distalwärts folgende Segment etc. Bei den erwachsenen Thieren bezeichnet in ähnlicher Weise »*1*« das erste Segment, »*2*« das zweite etc. *M* bedeutet Myotom, N_v ventrale, N_d dorsale Wurzel eines metameren Nerven. Weiter sind folgende Bezeichnungen verwendet worden: *Bao*, Basioccipitale; *C*, Rippe; *Ocb*, Occipitalbogen; *Oc.l*, Occipitale laterale; *Ocsp*, Occipitalspange; *Ok*, Ohrkapsel; *Ps*, Parasphenoid; *Vag*, Vagus.

Tafel XXVIII.

Amia calva.

Vergrößerung der Fig. 1, 2, 7 und 8 = 80, der übrigen Figuren = 60.

Fig. 1. Aus einer Horizontalschnittserie durch eine 10 mm lange Larve. Schnitt durch die Occipitalregion.

Fig. 2. Aus derselben Serie; der vierte Schnitt in dorsaler Richtung von dem der Fig. 1.

Fig. 3. Aus einer Querschnittserie durch eine 11,5 mm lange Larve; die Lage des Schnittes entspricht der Grenze zwischen der mesotischen und der metotischen Region.

Fig. 4. Aus derselben Serie; der sechste Schnitt distalwärts von dem der Fig. 3.

Fig. 5. Aus derselben Serie; der 13. Schnitt distalwärts von dem der Fig. 4.

Fig. 6. Aus derselben Serie; der siebente Schnitt distalwärts von dem der Fig. 5.

Fig. 7. Aus einer Sagittalschnittserie durch eine 16 mm lange Larve; Schnitt durch die Occipitalregion.

Fig. 8. Aus einer Sagittalschnittserie durch eine 17 mm lange Larve; Schnitt durch die Occipitalregion.

Fig. 9. Aus einer Querschnittserie durch eine 20 mm lange Larve; die Lage des Schnittes entspricht den distalen Enden der Ohrkapseln.

Fig. 10. Aus derselben Serie; der sechste Schnitt distalwärts von dem der Fig. 9.

Fig. 11. Aus derselben Serie; der dritte Schnitt distalwärts von dem der Fig. 10.

Fig. 12. Aus derselben Serie; der vierte Schnitt distalwärts von dem der Fig. 11.

Fig. 13. Aus derselben Serie; der vierte Schnitt distalwärts von dem der Fig. 12.

Fig. 14. Aus derselben Serie; der sechste Schnitt distalwärts von dem der Fig. 13.

Fig. 15. Aus derselben Serie; der neunte Schnitt distalwärts von dem der Fig. 14.

Fig. 16. Aus derselben Serie; der 20. Schnitt distalwärts von dem der Fig. 15.

Tafel XXIX.

Lepidosteus osseus.

Vergrößerung der Fig. 17 = 1,5, der Fig. 18, 19, 20 = 80, der Fig. 21, 22, 23, 24, 25 und 26 = 60, der Fig. 27 = 50, der Fig. 28 = 40.

Fig. 17. Die rechte Hälfte der Occipitalregion eines erwachsenen Thieres von innen gesehen.

Fig. 18. Aus einer Querschnittserie durch eine 9 mm lange Larve; Schnitt durch den proxmimalen Theil der metotischen Region.

Fig. 19. Aus einer Querschnittserie durch eine 11 mm lange Larve; Schnitt durch den proximalen Theil der metotischen Region.

Fig. 20. Aus derselben Serie; der achte Schnitt distalwärts von dem der Fig. 19.

Fig. 21. Aus einer Qerschnittserie durch eine 12 mm lange Larve; die Lage des Schnittes entspricht ungefähr der Grenze zwischen der mesotischen und der metotischen Region.

Fig. 22. Aus derselben Serie; der zehnte Schnitt distalwärts von dem der Fig. 21.

Fig. 23. Aus derselben Serie; der achte Schnitt distalwärts von dem der Fig. 22.

Fig. 24. Aus derselben Serie; der 16. Schnitt distalwärts von dem der Fig. 23.

Fig. 25. Aus einer Querschnittserie durch eine 15 mm lange Larve; Schnitt durch die hinteren Enden der Ohrkapseln.

Fig. 26. Aus derselben Serie; der 16. Schnitt distalwärts von dem der Fig. 25.

Fig. 27. Aus einer Horizontalschnittserie durch eine 20 mm lange Larve; Schnitt durch die Occipitalregion.

Fig. 28. Aus einer Sagittalschnittserie durch eine 23 mm lange Larve; Schnitt durch die Occipitalregion.

Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen.

Zur Embryologie von Clepsine.

Von

Prof. Dr. **Otto Bürger**
(Santiago de Chile).

Mit Tafel XXX—XXXII.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit soll den Abschluss jener Untersuchungen bilden, welche ich mit dem Studium der Embryologie von *Nephelis* begonnen habe (2) und später in gleicher Weise bei *Hirudo medicinalis* und *Aulastomum gulo* fortsetzte (3). Es handelt sich wiederum in erster Linie um die Entstehung des Cöloms, der Blutgefäße, Nephridien und Geschlechtsorgane.

Die Ausdehnung meiner Untersuchungen auf *Clepsine* erschien mir unerlässlich, weil meine an *Nephelis*, *Hirudo* und *Aulastomum* gewonnenen Resultate in mehrfachem Widerspruch stehen zu WHITMAN's bezüglich der Differenzirung des Keimstreifens von *Clepsine* veröffentlichten (8). Freilich hat R. S. BERGH (1) die Behauptungen WHITMAN's bereits theilweise widerlegt, meinen Standpunkt theilend. Ferner finde ich in diesem Aufsatze Gelegenheit, einen Irrthum in meinen eigenen Untersuchungen zu verbessern, dessen ich während des Studiums der Embryonen von *Clepsine* inne wurde.

Als Objekt diente mir hauptsächlich *Clepsine sexoculata* (Bergm.), welche sich durch verhältnismäßig große Embryonen auszeichnet und deren Keimstreifen sich aus viel größeren Zellelementen zusammensetzt, als derjenige der von mir früher untersuchten Hirudineen; vergleichsweise beschäftigte ich mich auch mit den ungünstigeren Embryonen von *Clepsine bioculata* (Bergm.); für ältere Entwicklungsstadien boten mir die Riesenembryonen einer *Clepsine* willkommene Unterstützung, die SCHAUINSLAND von der Urville-Insel mitgebracht hat.

Die Eier und jugendlichen Embryonen wurden in verdünnter Flemming'scher Flüssigkeit konservirt, die älteren Embryonen, bezw. jungen Thiere, welche die Mutter verließen oder bereits frei umherschwammen, außer durch jene und heißes Sublimat mit gutem Erfolge durch 10%ige Salpetersäure abgetödtet. Die Elemente des Keimstreifens traten vorzüglich an Schnitten von Embryonen hervor, welche nach der Löwit'schen Methode vergoldet waren; gute Resultate verdanke ich ferner Heidenhain's Hämatoxylin-Eisenalaunfärbung. Für ältere Stadien und junge Thiere hat sich mir auch diesmal die Doppelfärbung mittels Hämatoxylin und Eosin am besten bewährt.

Differenzirung des Keimstreifens.

In der Deutung der verschiedenen Zellschichten, welche sich am Keimstreifen unterscheiden lassen, nachdem sich seine beiden Hälften, aus denen er ursprünglich besteht, vereinigt haben, stimme ich vollkommen mit R. S. Bergh (1) überein. Die äußerste Schicht bildet eine dünne, das gesammte Ei umgebende Zellschicht, welche sich direkt zur definitiven Epidermis des Thieres entwickelt. Die alsdann nach innen folgende besteht aus acht Zellen (Fig. 1). Von diesen sind die beiden mittleren (*I*) größer als die anderen (*II—IV*) und reichlicher als alle übrigen Zellen des Keimstreifens mit Dotterkörnern vollgepfropft. Ich habe dieses besonders klar an Schnitten konstatirt, welche mit Dahlia gefärbt waren, das die Dotterkörner stark aufnehmen. Wir haben in den beiden mittleren Zellen die Neuroblasten vor uns, deren doppelter Strang das Bauchmark erzeugt. Die übrigen sechs Zellen, welche sich jederseits von den Neuroblasten zu dritt neben einander, der Epidermis innig angeschmiegt, lagern (*II—IV*), zeigen im Querschnitt des Keimstreifens eine länglichovale Form; von ihnen sind, was schon Whitman auffiel, die beiden äußersten (*IV*) dotterreicher als die inneren. Auch diese Zellen bilden bekanntlich Zellstränge und sind von R. S. Bergh als äußere Muskelplatten bezeichnet worden. In der That, es sind Myoblasten; aus ihnen geht die Ringmuskelschicht des *Clepsine*-Körpers hervor, in deren Entwicklung sie völlig aufgehen. Unbegreiflicherweise leitete Whitman (8) aus dem *II.* und *III.* Zellstrange die Nephridien her und proklamirte damit einen rein ektodermalen Ursprung derselben. Das Schicksal der lateralen Zellreihe (*IV*) hat Whitman nicht verfolgt.

Das übrige Zellmaterial des Rumpfkeimstreifens repräsentirt das Mesoderm. Es besteht zur Zeit aus ein bis zwei Zelllagen, von denen die innere, dem Dotter anliegende, die bei Weitem größten Zellen des Keimstreifens enthält. Diese Kolosse pressen sich der den Dotter umgebenden Membran innig an, besitzen eine unregelmäßig polygonale Gestalt, einen auffallend großen, kaum tingirbaren, kugeligen Kern und ein an Dotterkörnern armes Protoplasma. Sie liegen einander benachbart der Medianebene genähert und würden die Neuroblasten, wenn wir den Keimstreifen von innen betrachteten, theilweise verdecken. Indessen erzeugen diese Zellen keine Zellstränge, sondern sie bilden nur zwei Reihen von Zellen, deren einzelne Glieder von einander getrennt sind. Es sind diese Zellen segmental angeordnet, wie die sehr frühzeitig hervortretende äußere Gliederung des Keimstreifens klar erkennen lässt; auf ein Segment kommt je ein Paar, aber nicht alle Segmente sind durch solche Zellen ausgezeichnet. Wir haben in ihnen die Erzeugerinnen der Nephridien, die Nephroblasten, vor uns (Fig. 1 und 10).

R. S. BERGH erkannte zwar bereits, dass die Nephridien aus der innersten Schicht des Mesoderms entstehen[1], helle Zellgruppen mit dunkel gefärbten Kernen richtig als junge Nephridialanlagen deutend; er hat die Anlagen aber nicht bis zur Bildungszelle zurück verfolgt. Das ist, um WHITMAN vollgültig zu widerlegen, besonders desshalb unerlässlich, weil WHITMAN die wahren Nephroblasten gesehen und ihnen auch eine Deutung gegeben hat.

WHITMAN (8) spricht von einem Paar großer Zellen, welches im Mesoderm gelagert sei, und von dem man in jedem Somit nur ein einziges Paar anträfe. Ihre Lage in der Wand der Septa ließe annehmen, dass sie die Mutterzellen der Hoden vorstellten. WHITMAN fand diese Zellen sowohl in Segmenten mit als auch ohne Nephridialanlagen (8, p. 161, Pl. V, Fig. 18 und 19). Diese umfangreichen, von WHITMAN in Beziehung zu den männlichen Geschlechtsdrüsen gebrachten Zellen, sind in ihrer großen Mehrzahl unsere Nephroblasten, indessen ist es nicht ausgeschlossen, dass WHITMAN auch jene Zellen gesehen hat, welche thatsächlich in Beziehung zur Erzeugung der Geschlechtsorgane stehen und mit den wahren Nephroblasten leicht zu verwechseln sind.

In denjenigen Segmenten nämlich, in welchen wir das vierte und fünfte Paar der Nephroblasten zu erwarten hätten, treffen wir je ein Paar anderer großer Zellen an, welche sich von den Nephroblasten durch ihre Lage und ihren Inhalt etwas unterscheiden (Fig. 4, 5 und 8 und 9). Sie befinden sich ein wenig weiter von der Medianebene entfernt und besitzen ein viel dichteres Plasma als die Nephroblasten, auch sind jene Zellen kleiner als diese. Wir haben es hier mit zwei Zellpaaren zu thun, von denen das vordere Theile des männlichen Geschlechtsapparates, das hintere fast den ganzen weiblichen liefert. Wir wollen sie als Gonoblasten bezeichnen. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich annehme, dass Whitman auf Taf. V in Fig. 18 seiner Abhandlung thatsächlich ein Paar der Gonoblasten gezeichnet hat. Natürlich sind auch die Gonoblasten Mesodermzellen.

---

[1] R. S. BERGH (1) sagt: »Zur Bildung der Nephridien haben die äußeren Muskelplatten keine Beziehung. Jene Organe entstehen im Gegentheil aus der äußersten Schicht der inneren Muskelplatten.« Als innere Muskelplatten bezeichnet BERGH das gesammte Mesoderm.

Das Schicksal des übrigen Mesoderms lässt sich nicht Zelle für Zelle verfolgen; aus ihm geht das Peritoneum hervor, die Längsmuskulatur und das reiche Material jener zum Theil riesigen Bindegewebszellen, die jüngst von Arnold Graf (4) in Exkretophoren, Fettzellen und Stapelzellen zerlegt wurden. Es ist desshalb nicht richtig, das Mesoderm als innere Muskelplatten zu bezeichnen, wie R. S. Bergh (1) that.

Das Cölom.

Die Leibeshöhle legt sich in derselben Weise an, wie bei den von mir untersuchten Gnathobdelliden.

Die Seitenhöhlen entwickeln sich relativ spät, nämlich erst, nachdem die Bauchganglien bereits vielzellige, erhebliche Anschwellungen vorstellen. Man kann vorausbestimmen, wo die Seitenhöhlen im Keimstreifen erscheinen werden, da sich die Zellen, welche später ihr Peritoneum bilden, durch ihre lebhafte Tinktion aus dem übrigen Zellmaterial herausheben, noch ehe irgend etwas von Spalten zu bemerken ist.

Namentlich nach Behandlung mit A. Heidenhain's Hämatoxylin-Eisenalaun ist das der Fall (Fig. 6). Die Seitenhöhlen dehnen sich zunächst ventralwärts aus, um über dem Bauchmark mit einander zu verschmelzen. Auch dieser Process, welcher die Fortsetzung des Spaltungsprocesses bildet, dem die Seitenhöhlen ihren Ursprung verdanken, kündigt sich durch die intensive Färbbarkeit an, welche jene dünnen Zelllagen gewonnen haben, welche das Bauchmark bedecken, und die durch die ventrale Vereinigung der Seitenhöhlen aus einander getrieben werden. Diese Zelllagen, wie auch diejenigen, welche die Seitenhöhlen begrenzen, zeichnen sich außer durch ihre Färbbarkeit auch durch ihr sonstiges Verhalten vor allen übrigen des Keimstreifens aus, noch ehe Cölomanlagen zu bemerken sind. Während die übrigen Zellen des Keimstreifens zur Zeit kugelige oder polygonale mit kugeligen Kernen ausgestattete Gebilde sind, erweisen sich jene (auf Querschnitten) als ganz platte, mit langen Ausläufern versehene Zellen, die längliche oder spindelförmige Kerne besitzen. Mit anderen Worten, jene Zellen haben frühzeitiger den Charakter peritonealer angenommen, als die Cölomanlagen erschienen sind. Das Peritoneum eilt bei *Clepsine* in seiner Ausbildung der Anlage der Leibeshöhle voraus.

Früher (3) habe ich geschrieben: »Man wird bei dem Studium der Entwicklung der Bauchhöhle in Folge ihrer Abkunft von der Vorstellung beherrscht, dass dieselbe ursprünglich auch segmentirt sein müsse, die Septen aber im Gegensatz zu denen der Seitenhöhlen verschwinden. Ich habe dieselben weder bei *Hirudo* noch *Aulastomum* konstatiren können, folgere daraus aber nur, dass sie mit der Anlage der Bauchhöhle zugleich aufgelöst werden.«

Bei *Clepsine* sind jene Septen kurze Zeit vorhanden, und auch noch nach ihrer Auflösung zeigt die Bauchhöhle, wenn auch nur vorübergehend, einen segmentalen Bau, indem weite und enge Abschnitte mit einander abwechseln; in erstere münden die Seitenhöhlen ein, letztere fallen in den Bereich der früheren Querwände.

Die Seitenhöhlen wachsen nach der Ausbildung einer geräumigen Bauchhöhle am Dottersack empor (Fig. 18), umfassen ihn, allmählich völlig und vereinigen sich schließlich über ihm am Rücken des Embryos. Am Rücken erzeugen die Seitenhöhlen in ganz derselben Weise wie am Bauche eine einheitliche, den Körper von vorn nach hinten durchziehende Cavität, die Rückenhöhle (Fig. 17).

Der Embryo, welcher bereit ist das Mutterthier zu verlassen, besitzt demnach zwei einheitliche Cölomcavitäten, welche den Körper von vorn nach hinten durchziehen, nämlich Bauch- und Rückenhöhle, und ferner eine große Anzahl paariger, segmental angeordneter, halbzirkelförmiger Kanäle, welche Bauch- und Rückenhöhle in jedem Segment mit einander verbinden. Diese Kanäle entsprechen den Seitenhöhlen (Fig. 20—22). An ihnen vermag man bereits zwei Abschnitte zu sondern: einen geräumigeren ventral-lateralen und einen sehr viel engeren und kürzeren dorsalen.

Es erübrigt hinzuzusetzen, dass wir in der Bauchhöhle die Ventrallakune, in der Rückenhöhle die Dorsallakune vor uns haben, und aus den Seitenhöhlen (= den Bauch- und Rückenhöhle verbindenden

Kanälen) die Zwischenlakunen nebst den ventralen und dorsalen Kommunikationslakunen hervorgehen. Ich benannte die Hauptcölomräume der erwachsenen *Clepsine* in Übereinstimmung mit Oka (7).

Das Cölom hat auch bei *Clepsine* seine relativ größte Ausdehnung am Ende der Embryonalperiode gewonnen, d. h. dann, wenn der Embryo sich anschickt, sich vom Mutterkörper loszulösen.

Die Rückbildung des Cöloms geht besonders auf Kosten der Seitenhöhlen vor sich und hat vor Allem in der enormen Verstärkung der Septen seinen Grund.

Die Blutgefäſse.

Es handelt sich bekanntlich bei *Clepsine* um ein Rücken- und ein Bauchgefäß. Beide sind in ihrer Entstehung abhängig von der Bildung der von mir als Rücken- und Bauchhöhle bezeichneten Cölomräume. Sie entwickeln sich gleichzeitig mit diesen, in Folge dessen tritt das Bauchgefäß viel früher als das Rückengefäß auf. Wir können den Entwicklungsprocess der Blutgefäße sehr gut bei der Bildung des Rückengefäßes verfolgen.

Das Rückengefäß wird von einer links- und rechtsseitigen Serie von Zellen erzeugt, die ich Cardioblasten nennen will. Die Cardioblasten sind Mesodermzellen, welche sich an der Spitze der Seitenhöhlen dorsalwärts bewegen, wenn diese am Dottersack emporwachsen, um sich am Rücken zu vereinigen (Fig. 23—26 und 17 und 18). Der Entwicklungsprocess des Rückengefäßes von *Clepsine* erinnert durchaus an die Herzbildung bei den Insekten.

Die Ausbildung des Rückengefäßes geht von vorn nach hinten vorwärts. Wir sehen in den vorderen Segmenten bereits das junge Rückengefäß, einen engen Kanal (der in der Regel ein paar Kerne enthält), welcher durch zwei oder bereits mehrere Zellen begrenzt wird (Fig. 26); wenig weiter nach hinten treffen wir im Querschnitt zwar auf die beiden Zellen, oder auch schon auf mehrere kleinere, vermissen aber den Kanal (Fig. 25); und noch weiter hinten weichen die beiden Zellen — die Cardioblasten — mehr und mehr aus einander, im selben Verhältnis, in dem die Dicke der Scheidewand zunimmt, welche die dorsale Vereinigung der Seitenhöhlen hindert (Fig. 18, 23 und 24).

Die Cardioblasten erzeugen nach ihrem Zusammentreffen eine geringe Anzahl kleinerer Zellen; bald eilt dieser Process der Bildung des Kanals voraus (Fig. 17), bald folgt er ihr nach; daher die verschiedenartigen Bilder, welche Querschnitte des jungen Rückengefäßes, bezw. seiner Anlage bieten.

Das Bauchgefäß wird in derselben Weise wie das Rückengefäß erzeugt. Man konstatirt die entsprechenden Cardioblasten bereits an Keimstreifen, in denen so eben vom Nephroblasten die Trichterzelle sich abgetheilt hat (Fig. 2, 4*b* und 5).

Das Botryoidalgewebe.

A. Graf, welcher sich mit dem Studium des »Botryoidal tissue« von *Nephelis* und *Clepsine* eingehend beschäftigt hat, unterscheidet (außer Pigmentzellen) Exkretophoren, Fettzellen und Stapelzellen.

Die Exkretophoren entstehen nach Graf auch noch im erwachsenen Thier; sie werden vom Epithel der Leibeshöhle erzeugt. Bei *Nephelis* sollen sie ihren Ursprung — vielleicht ausschließlich — an der Wandung der Ventrallakune nehmen, bei *Clepsine* repräsentirt die dorsale Lakune einen Bildungsherd.

Im Embryo von *Clepsine* ist eben so wie in dem von *Nephelis*, *Hirudo* und *Aulastomum* das splanchnische Blatt der Seitenhöhlen diejenige Stätte, an welcher die Erzeugung von Exkretophoren hauptsächlich vor sich geht (Fig. 11). Auch in den jungen, bereits frei umherschwimmenden Thieren bemerken wir die Exkretophoren überaus zahlreich am Peritoneum jener Cölomräume, welche sich aus den Seitenhöhlen herleiten, dagegen nur sehr spärlich an der Innenwand der Bauch- und Rückenlakunen (Fig. 34). Das weitere Schicksal der Exkretophoren ist neuerdings von A. Graf ausführlich geschildert worden.

Die Fettzellen, über deren Herkunft und Lebensgeschichte uns A. Graf im Dunkel lässt, entstehen im Mesoderm zwischen den Myoblasten und dem somatischen Blatt des Peritoneums. In älteren Embryonen fallen uns dort zweierlei Zellelemente besonders in die Augen: Zellen von unregelmäßig, sternförmiger Gestalt mit pseudopodienartigen Ausläufern und auffallend große, kugelige oder elliptische, welche vielfach in indirekter Kerntheilung begriffen sind (Fig. 15 und 16). Diese Zellen besitzen ein sehr dichtes, feinkörniges Protoplasma und färben sich etwas stärker als die sternförmigen; sie haben niemals irgend welche Ausläufer. Letztere sind junge Fettzellen. Dieselben vergrößern sich nach und nach außerordentlich, und gehören später zu den auffallendsten Zellen des *Clepsine*-Körpers. In den jüngsten vom Mutterthier losgelösten Individuen zeigen sie ein homogenes, sich stark mit Hämatoxylin färbendes Plasma und relativ große kugelige Kerne, welche ziemlich central liegen (Fig. 12 *a*).

Vorläufig ist die Form der Zellen noch annähernd kugelig, später nehmen sie sehr verschiedenartige Gestalten an, von den benachbarten Gewebselementen beeinflusst.

Sehr frühzeitig sieht man in den Zellen kleine Vacuolen erscheinen, die sich in der Folge außerordentlich vergrößern. Dadurch werden Kerne und Protoplasma allmählich an die Peripherie gedrängt. In den Vacuolen sammelt sich das Fett (Fig. 12*b*—12*e* und 12*g*).

Die Stapelzellen haben denselben Ursprung wie die Fettzellen. Sie unterscheiden sich von Anfang an sehr scharf von letzteren durch ihren grobkörnigen Inhalt; es treten auch niemals Vacuolen in ihnen auf. Am ehesten wären die Stapelzellen mit Exkretophoren zu verwechseln; indessen nehmen erstere bei einer Färbung mit Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure einen grüngelben Ton an, während die Exkretophoren sich ziegelroth färben. Die Kerne tingiren sich in beiden dunkelblau. Bei den Fettzellen jeden Alters ist nach der genannten Dreifachfärbung Kern und Plasma blau gefärbt (Fig. 12*e* und 12*f*).

Die Nephridien.

Die Nephroblasten (Fig. 1 und 10) leiten die Erzeugung der Nephridien damit ein, dass sich ihr riesiger Kern auf indirektem Wege in auffällig inäqualer Weise theilt. Das kleinere Theilungsprodukt lagert sich in den der Medianebene zunächst liegenden Abschnitt der Zelle, das größere verharrt ziemlich in der Lage des ursprünglichen Kernes. Eine Scheidewand macht sich zwischen den beiden, die verschiedenartigen Kerne enthaltenden Zellabschnitten nicht geltend, indessen wollen wir den Abschnitt, welcher den kleineren als Tochterkern aufzufassenden Nucleus enthält als Trichterzelle bezeichnen, denjenigen mit dem größeren Kern als Nephroblast weiterführen. Die Trichterzelle (Fig. 7—9) liefert später den Trichter, der Nephroblast hingegen betheiligt sich lediglich an der Erzeugung des Schleifentheils des Nephridiums. Vorerst aber sind beide Zellen geschäftig, einen Zellstrang mit deutlich gesonderten Zellen zu erzeugen, welcher sich zwischen Trichterzelle und Nephroblast lagert, denn wir sehen sowohl den Kern der Trichterzelle als auch den des Nephroblasten andauernd in lebhafter mitotischer Thätigkeit (Fig. 2). Mit der wachsenden Ausdehnung des Zellstranges entfernen sich Trichterzelle und Nephroblast mehr und mehr von einander. Indessen verschiebt sich nur der Nephroblast, indem er nach und nach lateralwärts rückt und in das an die Epidermis grenzende Mesoderm eindringt.

Die Trichterzelle bewahrt vorläufig völlig ihre ursprüngliche Lage über dem Bauchmark, unmittelbar an den als Bauchhöhle zu bezeichnenden Cölomabschnitt stoßend (Fig. 3). In der Folge dehnt sich der Zellstrang nach hinten aus, nunmehr ein Knäuel darstellend, welches sich ebenfalls hart an das Cölom, indessen an die Wand der Seitenhöhlen, lagert (Fig. 18 und 22). Der Nephroblast verschwindet; aber als besonders auffallende Zelle erhält sich die Trichterzelle, welche nunmehr die größte Zelle der Nephridialanlage ist. Das Paar der Trichterzellen ist inzwischen weiter aus einander gewichen, jede Zelle stößt aber noch immer an die dünne Wandung der Bauchhöhle (Fig. 19). Der mehrfach gewundene, ein Knäuel repräsentirende Zellstrang entspricht dem jungen Schleifentheil des Nephridiums; er ist das Produkt der Trichterzelle und der Nephroblasten.

Es besitzt also der Schleifentheil des Nephridiums zwei Wachsthumsquellen: den Nephroblasten und die Trichterzelle. Diese beiden bezeichnen zugleich die Enden des Schleifentheils. Aus der Trichterzelle geht das innere Ende, der Trichter hervor, welcher mit dem Cölom kommunicirt und aus dem Zellmaterial, welches zu allerletzt von dem Nephroblasten erzeugt wird, bildet sich jener Abschnitt des Schleifentheils, welcher die Kommunikation mit der Endblase und hierdurch mit der Außenwelt vermittelt.

In einem Embryo, welcher sich anschickt das Mutterthier zu verlassen, vermögen wir vier Abschnitte am Nephridium zu unterscheiden. Die Hauptmasse des Nephridiums bildet ein mehrfach verschlungener Zellstrang, welcher sich ziemlich in der Mitte des Segmentes dicht an der Wand der Seitenhöhlen befindet, und dem bei Weitem längsten Abschnitt der Pars glandulosa des Nephridiums entspricht; von ihm wendet sich ein dünner, völlig gestreckt verlaufender Zellstrang zur Bauchfläche hinunter, es ist der Endabschnitt der Pars glandulosa efferens (vgl. A. Graf, 4); ferner zieht ein anderer dünner Zellstrang medianwärts, er stellt die Pars glandulosa afferens vor; endlich konstatiren wir noch eine kleine keulenförmige Anschwellung als blindes Ende der letzteren (Fig. 16). Diese Anschwellung enthält mehrere kleine Zellen und schließt mit einer größeren, einen umfangreichen Kern enthaltenden — der Trichterzelle — wie mit einer Krone ab. Die Anschwellung ist die Anlage des gesammten Trichterapparates. Die Trichterzelle liefert aber nur die Kronenzellen nebst der Stielzelle (also den eigentlichen Trichter), während das Receptaculum oder die Nephridialkapsel — wie A. Graf, beziehungsweise Leuckart und Oka die Blase nennen, welche zwischen eigentlichem

Trichter und Schleifentheil eingeschaltet ist — aus dem übrigen mehrzelligen Abschnitt der Anschwellung ihren Ursprung nimmt.

Die Bildung des Trichters können wir an jungen Individuen verfolgen, welche bereits das Mutterthier verlassen haben. Gelegentlich finden wir die Aufschluss gebenden Stadien in ein und demselben Individuum, die älteren vorn, die jüngeren hinten (Fig. 28—30). Die Trichterzelle theilt sich in drei Zellen, welche ein etwa eiförmiges Knöpfchen bilden, das sich in die Bauchhöhle hineingebohrt hat und frei in dieselbe vorragt. Wir unterscheiden eine centrale Zelle und zwei Zellen, welche erstere kugelschalig umgeben. Alle drei Kerne, welche annähernd von gleicher Größe sind, färben sich mit Hämatoxylin sehr intensiv. Übrigens grenzen sich die Zellen wenig gegen einander ab (Fig. 28). Alsbald sehen wir die mittlere Zelle von einem Kanal durchbohrt (Fig. 29), sie wird zur Stielzelle und nunmehr erheben sich die beiden seitlichen Zellen etwas über jene hinaus, biegen sich auswärts und gewinnen hierdurch schnell das Aussehen der beiden für den Nephridialtrichter von *Clepsine* charakteristischen Kronenzellen (Fig. 30). Danach konstatiren wir auch schon den Ciliensaum, welcher die Oberseite der Kronenzellen bekleidet. Gleichzeitig hat sich eine Höhle, in dem die Trichterzelle tragenden Kölbchen gebildet, und damit ist das Receptaculum geschaffen worden.

Die Entwicklung des Nephridium von *Clepsine* stimmt grundsätzlich vollständig mit derjenigen der von mir früher untersuchten Hirudineen überein.

Das Eigenthümliche, was sie bietet, sind die auffallend großen Nephroblasten und die Specialisirung, welche die beiden Zellen erfahren, die aus der ersten Theilung der Nephroblasten hervorgehen, indem die eine ausschließlich den Schleifentheil (Pars glandulosa) des Nephridiums erzeugt, die andere sich zur Bildung des Trichters aufspart, nachdem sie sich freilich vorher an der Erzeugung des Schleifentheils betheiligt hat.

Ich möchte noch hervorheben, dass das vierte Paar der Nephridien (d. i. dasjenige, welches auf die weiblichen Gonoblasten folgt) in seiner Entwicklung ungemein hinter allen übrigen zurückbleibt. In Embryonen, in denen die übrigen Nephridien bereits völlig ausgebildete Schleifentheile zeigen, erblicken wir im XII. Segment noch jederseits einen eiförmigen Zellballen, der sich aus den Nephroblasten und einigen wenigen kleineren Zellen zusammensetzt (Fig. 15 und 21). Übrigens holt diese Nephridialanlage später die anderen in ihrer Entwicklung wieder ein.

Die Geschlechtsorgane.

1) Weitere Entwicklung der Gonoblasten.

Die von mir bei der Erläuterung der Differenzirung des Keimstreifens als Gonoblasten bezeichneten Zellpaare gehören dem X. und und XI. Segment an (Fig. 4, 5, 8 und 9). Sie haben aus dem somatischen Mesoderm ihren Ursprung genommen. Die Gonoblasten theilen sich in zweifacher Weise. Erstens bilden sie in Folge äqualer Theilungen einige ebenfalls auffallend großkernige Zellen. Zweitens erzeugen sie in Folge inäqualer Theilungen eine Anzahl kleinkerniger Zellen, welche die großkernigen umhüllen. Die Bildung einer Kapsel ist eine sehr frühzeitige Erscheinung. Die von den Gonoblasten erzeugten Zellballen haben eine eiförmige Gestalt; sie rücken allmählich ein wenig seitlich vom Bauchmark ab und harmoniren später in ihrer Lage ziemlich mit den Trichterzellen: sie sind in die Septen eingeschlossen und wölben sich stark in die Seitenhöhlen vor (Fig. 20). In Embryonen, welche sich anschicken, das Mutterthier zu verlassen, unterscheiden sich die Produkte der Gonoblasten des X. und XI. Segments nicht im geringsten von einander; beide repräsentiren zur Zeit noch ovale Kapseln, welche einige Zellen enthalten, deren großer, kugeliger Kern sich im Gegensatz zu den kleinen Kernen der Kapsel kaum tingirt (Fig. 13 und 14). Die rechten und linken Kapseln liegen völlig isolirt von einander. An den ganz jungen, eben von den Gonoblasten producirten Zellballen bemerkt man öfters einen kurzen, spitzen nach dem Bauchmark hin gerichteten Stiel, später ist von einem solchen nichts mehr zu sehen. Auch in den jüngsten frei umherschwimmenden Clepsinen habe ich an den Produkten der Gonoblasten in den beiden verschiedenen Segmenten keinerlei Unterschied entdecken können, obwohl inzwischen bedeutsame Veränderungen Platz gegriffen haben. Als Inhalt der Kapseln erblicken wir jetzt einen ansehnlichen Zellballen mit zahllosen kleinen, kugeligen oder elliptischen, lebhaft tingirten Kernen. Die Kapsel hat sich wesentlich verdickt und besteht anscheinend aus mehreren Lagen; jedenfalls bemerken wir 2—3 Schichten sehr dunkel gefärbter spindeliger Kerne, welche sich der Länge nach orientirt haben. Endlich aber sind die links- und rechtsseitigen Produkte der Gonoblasten mit einander in Verbindung getreten. Diese Verbindung bewerkstelligten stielförmige Auswüchse der Kapseln, welche unter dem Bauchmark zusammenstießen. Also zur Zeit sind die linke und rechte Kapsel sowohl des X. als auch des XI. Segmentes mit einander durch einen dicken Zellstrang verbunden (Fig. 36 und 37).

Die weitere Entwicklung lässt uns klar erkennen, was die Gonoblasten und ihre Produkte vorstellen.

2) Weibliche Geschlechtsorgane.

Die weiblichen Geschlechtsorgane werden mit all ihrem Zubehör von den Produkten der Gonoblasten des XI. Segmentes erzeugt. Die Kapseln der von diesem Gonoblastenpaar sich herleitenden Zellkörper entwickeln sich zu den Ovarialsäcken; die Zellballen, welche in den Kapseln enthalten sind, bilden den Keimstrang; in den stielförmigen Auswüchsen der Kapseln, die sich unter dem Bauchmark vereinigen, haben wir die jungen Oviducte zu erblicken und die unpaare gemeinschaftliche Fortsetzung, die jene später ventralwärts nach außen treiben, als Anlage der Vagina zu deuten (Fig. 36).

Die Entwicklung schreitet von statten, indem sich die Kapseln vergrößern und nach oben und hinten ausdehnen. Zwischen dem in ihnen enthaltenen Zellballen und der Kapselwand tritt ein Spalt auf: der Zellballen, d. h. der junge Keimstrang, emancipirt sich im größten Theil seines Umfangs von der Wandung der Kapsel. Die noch soliden Ausstülpungen der beiden Kapseln, welche unter dem Bauchmark zusammentrafen, verdicken sich bedeutend und wachsen nunmehr in Form eines kegelförmigen Zapfens gemeinschaftlich abwärts und dringen vorerst bis an die Ringmuskelschicht vor. Hier scheint der Zapfen einen gewissen Widerstand zu finden, welchen er aber überwindet, denn bald danach durchbohrt er auch diese, wächst in die Haut hinein und wölbt die Epidermis vor, so dass letztere einen kleinen Buckel bildet. Nunmehr trennt den Zapfen von der Außenwelt nur noch eine einzige Schicht stark abgeplatteter Epidermiszellen. Schließlich wird auch diese durchbrochen. Inzwischen haben sich die Zellen, welche die Kapseln bilden, deutlich in eine Außen- und Innenschicht gesondert. Erstere erzeugt die membranöse Wandung des Ovarialsackes, letztere sein Epithel. Gleichzeitig höhlen sich die Anlagen der Oviducte und der Vagina aus.

Wir treffen also bei *Clepsine* auf einen rein mesodermalen und völlig einheitlichen Ursprung des gesammten weiblichen Geschlechtsorgans.

G. Brandes (6) lenkte von Neuem die Aufmerksamkeit auf einen »fibrösen Fortsatz der Ovarialsäcke«, der schon früher bei *Nephelis* und *Clepsine* beobachtet wurde. G. Brandes hat mit Bezug auf *Clepsine* feststellen können, »dass er eine bindegewebige Fortsetzung einer zipfelförmigen Ausstülpung des Ovarialsackes ist, die in das Bindegewebe des Körpers übergeht«. Diese Zipfel hängen durch eine Zellbrücke zusammen, durch welche die Ovarialsäcke merkwürdigerweise nochmals über dem Bauchmark verbunden sind. G. BRANDES glaubt in dem fibrösen Anhang einen »greifbaren Hinweis auf die Genese des Ovarialsackes und des Keimstranges« sehen zu müssen. Er fährt erklärend fort: »Die von der embryonalen Leibeswand vorspringende Zellwucherung, die sich zum Ovarialsack und zum Keimstrang differenzirt, bleibt an dieser Stelle mehr oder weniger deutlich mit dem Bindegewebe des Körpers verbunden.« Da sich BRANDES selbst mit der Embryologie der Blutegel nicht befasst hat, so hat er sich auch nicht davon überzeugen können, dass er in seiner Erklärung irrt. Denn die fibrösen Anhänge verdanken Ausstülpungen der Kapsel ihren Ursprung, die erst relativ spät, nämlich erst nach der Anlage der Oviducte auftreten. Es sind ein Paar Anfangs solide kleine Zellwucherungen, die sich jederseits zwischen Rüssel und Ovarialkapsel einschieben. Die Brücke entsteht in enger Gemeinschaft mit jenen Ausstülpungen, aber ein wenig später. Sie nimmt aus Zellwucherungen ihren Ursprung, die rechts und links von der Basis der zipfelförmigen Ausstülpungen ausgehen. Man erkennt übrigens an letzteren deutlich, dass sie aus einem soliden Zellenkern und einer dünnen Zellenhülle bestehen. Man erkennt ferner schon auffällig durch die Art der Färbbarkeit sowohl den engen genetischen Zusammenhang, der zwischen den beiden Zipfeln und der Zellbrücke besteht, als auch ihre ganz frische Entwicklung.

Mir drängt sich der Gedanke auf, dass wir in den Zipfeln Rudimente solcher Hörner vor uns haben, wie die Ovarialsäcke von *Clepsine plana* am gleichen Orte nach WHITMAN besitzen, und dass es einmal eine Verbindung über dem Bauchmark zwischen den beiden Hörnern gegeben hat.

3) Männliche Geschlechtsorgane.

Die männlichen Geschlechtsorgane nehmen ihren Ursprung aus zwei verschiedenartigen Anlagen.

Nur die Vesicula seminalis nebst dem Ductus ejaculatorius, der Spermataphorentasche und dem unpaaren Ausführungsgang[1] werden von dem im X. Segment enthaltenen Gonoblastenpaar erzeugt; die Hoden und Vasa deferentia indessen entstehen aus ganz anderen Anlagen, nämlich aus einer Anzahl Wucherungen, welche vom Peritoneum der Seitenhöhlen ausgehen.

---

[1] In der Nomenclatur der einzelnen Abschnitte der männlichen Ausführwege folge ich G. BRANDES (6, p. 755).

Die Entwicklung der aus den Gonoblasten hervorgegangenen Zellkörper (Fig. 13) zu den verschiedenen Abschnitten der männlichen Ausführwege zeigt außerordentliche Ähnlichkeit mit dem Entwicklungsprocesse der weiblichen Gonoblasten. Wir erwähnten bereits, dass sich auch die beiden Kapseln des X. Segments unter dem Bauchmark mittels eines Zellenstranges verbinden; dieser bahnt sich in derselben Weise wie im XI. Segment in Form eines unpaaren Zapfens einen Weg nach außen (Fig. 37). Die Kapseln wachsen vornehmlich in die Länge, indem sie sich nach hinten ausdehnen; ihr hinterer Fortsatz überholt sehr schnell, nach hinten fortschreitend, die Ovarien.

Die Ähnlichkeit, welche zwischen der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates und der Ausführwege des männlichen herrscht, ist übrigens nur eine morphologische. Gehen wir nunmehr auf die Differenzirung des Zellmaterials der männlichen Kapseln ein, so müssen wir bedeutende Unterschiede konstatiren.

Wir unterscheiden auch an den Produkten der männlichen Gonoblasten eine Kapsel und einen Zellenkern. Aus letzterem geht das hohe Drüsenepithel hervor, durch welches die Spermatophorentasche und ihre Hörner ausgezeichnet sind; die ursprüngliche Kapsel aber erzeugt jene starke Schicht von ringförmig verlaufenden Muskelfasern, welche alle Abschnitte der Spermatophorentasche umspinnen und giebt außerdem noch einer membranösen Außenhülle jener den Ursprung. Die viel dickere Ringmuskelschicht (Sphinkter), welche den unpaaren Ausführgang dort umscheidet, wo er in die Spermatophorentasche übergeht, ist ebenfalls in letzter Instanz ein Produkt der Gonoblasten, indem diese die Anlage des unpaaren Ausführganges erzeugten, aus deren peripherem Zellenmaterial der Sphinkter entsteht. Bei *Clepsine exoculata* dient bekanntlich derselbe Kanal gleichzeitig als Ductus ejaculatorius und Vesicula seminalis. Er geht aus dem vorhin erwähnten Zellstrange hervor, welchen die männlichen Kapseln nach hinten treiben. Sein Zellmaterial sondert sich ebenfalls sehr frühzeitig in drei Schichten, welche sich besonders deutlich unterscheiden lassen. Deren innere wandelt sich zum Epithel um, welches den Kanal auskleidet, während die mittlere die Ringmuskelschicht liefert und die äußere sehr dünne zur membranösen Hülle wird.

Aus einem Vergleiche der Fortentwicklung der aus den Gonoblasten des X. Segmentes hervorgegangenen Zellkörper mit der Ausgestaltung der homologen Gebilde des XI. Segmentes resultirt vor allen Dingen, dass es in ersteren nicht zur Entstehung eines Gebildes kommt, das dem Keimstrange an die Seite zu stellen wäre.

Die Hoden nehmen vom Peritoneum der Seitenhöhlen der entsprechenden Segmente ihren Ursprung. Bei *Clepsine sexoculata* entstehen sie im hinteren Abschnitt der Seitenhöhlen an der medialen Wandung dieser, bei der exotischen *Clepsine* hingegen an der ventralen (Fig. 32 und 35). Die jungen Anlagen repräsentiren eine etwa spindelförmige Wucherung des Peritoneums, welche in der Hauptsache aus mehreren sehr kleinen, aber ungemein stark sich (mit Hämatoxylin) färbenden Kernen besteht (Fig. 31—33). Diese Anlagen höhlen sich frühzeitig aus und lassen alsdann ein Epithel und etliche freie Zellen erkennen, welche den Hohlraum des jungen Hodens fast völlig ausfüllen. Bei dem Wachsthum des Hodens, der sich rasch ausdehnt, flachen sich die Zellen, welche das Epithel seiner Anlage bilden, außerordentlich ab und wandeln sich schließlich in eine dünne Membran um, in der nur spärlich Kerne vertheilt sind.

Inzwischen haben sich die in die Höhle des jungen Hodens eingeschlossenen freien Zellen (Fig. 31) erheblich vermehrt und halten darin gleichen Schritt mit der Ausdehnung des Hodens, so dass sie diesen zu jeder Zeit ziemlich vollständig anfüllen. Ehe noch die männliche Geschlechtsöffnung gebildet ist, treffen wir in den jungen Hoden bereits die »maulbeerartigen Aggregate« der Samenbildungszellen an, die natürlich von den freien Zellen sich herleiten (Fig. 34).

Ich möchte noch hinzufügen, dass bei *Clepsine sexoculata* die Hodenanlagen an jenem Theile des Peritoneums auftreten, welcher die starken dorsoventralen Muskeln bekleidet, die Seitenhöhlen und Bauchhöhle (unvollständig) von einander trennen, und dass die Hodenanlagen ziemlich gleich weit von der Rücken- und Bauchfläche entfernt in der Mitte des Körpers liegen.

Vasa deferentia und efferentia (Fig. 31, 32 und 34) haben in ihrer Genese bei *Clepsine* eben so wenig etwas mit den Endorganen (Ductus ejaculatorius, Spermatophorentasche etc.) des männlichen Geschlechtsapparates zu thun, als bei den von mir früher untersuchten Gnathobdelliden.

Bei *Hirudo medicinalis* haben mir Oberflächenpräparate einen zuverlässigen Aufschluss über die Entstehung jener Sammelkanäle gegeben. Leider ist an solchen von *Clepsine* für diese Zwecke nichts zu ersehen. Die an Schnitten gewonnenen Resultate erlauben zu folgern, dass auch bei *Clepsine* die Vasa efferentia von den jungen Hoden erzeugt werden, und dass die Vasa efferentia, sich nach hinten verlängernd und mit einander verbindend, einen einheitlichen Längskanal, das Vas deferens, entstehen lassen.

Aber auch noch eine andere Bildungsweise der Sammelkanäle wäre nach den Schnittbildern möglich. Vielleicht entwickeln sich die Vasa deferentia von den Hoden gesondert in analoger Weise, wie diese aus segmentalen, strangförmigen Verdickungen ebenfalls des Peritoneums der Seitenhöhlen und zwar gleichfalls ihrer medialen, die dorsoventralen Muskeln bekleidenden Wand; indessen sind die Anlagen der Vasa deferentia entschieden dorsal gelagert. Dann würde eine Konkrescenz dieser Anlagen das Vas deferens erzeugen und die Vasa efferentia würden nachträgliche Verbindungen zwischen jenem und den Hoden vorstellen, die ohne Frage von den Hodenanlagen auswachsen.

Diese Verhältnisse an Schnitten endgültig festzustellen, erscheint mir bei *Clepsine* ausgeschlossen, weil dieselbe zu viel Zellelemente enthält, die geeignet sind, den Querschnitt eines jungen Vas deferens vorzutäuschen.

Schluss.

Ich habe bereits früher (3) die Entwicklung von *Nephelis* mit derjenigen von *Hirudo* und *Aulastomum* verglichen, so dass ich mich auf diesen Abschnitt meiner letzten Arbeit beziehen kann.

Clepsine weist in ihrer Organisation eine größere Ähnlichkeit mit den typischen Anneliden auf, als die vorgenannten Arten, und es macht sich dieselbe naturgemäß auch in ihrer Entwicklung geltend.

Die Seitenhöhlen entsprechen den Ursegmenthöhlen der Chätopoden, denn sie nehmen in derselben Weise wie diese ihren Ursprung. Bei *Clepsine* beobachteten wir zum ersten Male außer ihrer Verschmelzung am Bauche ihre Verschmelzung am Rücken, indem sie hier die Rückenhöhle erzeugen, deren Bildungsweise mit der Bauchhöhle übereinstimmt.

Bei *Hirudo medicinalis* existirt am Rücken ein Hohlraum, dessen Ursprung ich leider nicht ermitteln konnte. Goodrich[1] bezeichnet ihn als dorsalen Sinus und rechnet ihn somit in dasselbe System von

---

[1] S. Edwin Goodrich, On the Communication between the Coelom and the Vascular System in the Leech, *Hirudo medicinalis*. Quart. Journ. micr. Sc. Tome XLII. N. S. 1899.

Cavitäten wie die Bauchhöhle. Ich zweifle nicht daran, dass das sogenannte »Rückengefäß« von *Hirudo* ein Cölomraum ist und der Rückenhöhle von *Clepsine* entspricht.

Clepsine besitzt ein Paar Blutgefäße, nämlich ein Rücken- und ein Bauchgefäß, welche beide in Cölomräume eingeschlossen sind. Diese beiden Gefäße haben nicht Ihresgleichen in den von mir bisher untersuchten Egeln, indessen entsprechen sie dem Rücken- und Bauchgefäß der Chätopoden. Wie bei letzteren entstehen sie im Anschluss an den Verschmelzungsprocess, welcher die Ursegmenthöhlen in der Medianebene oberhalb und unterhalb des Darmes mit einander vereinigt. Ein Besonderes sind bei *Clepsine* die Cardioblasten, zwei Reihen von Mesodermzellen, welche sich mit den Ursegmenten oben und unten von links und rechts nach der Medianebene vorschieben.

Das Botryoidalgewebe verhält sich im *Clepsine*-Körper zum Theil anders wie bei den bisher untersuchten Arten[1]. Die dem »botryoidal tissue« vergleichbaren Zellelemente von *Clepsine* sind Exkretophoren, Fett- und Stapelzellen; sie haben denselben Ursprung wie das »botryoidal tissue« der Gnathobdelliden.

Die Nephridien entwickeln sich bei *Clepsine* wie bei den übrigen Hirudineen in Übereinstimmung mit den Chätopoden, über welche wir durch R. S. Bergh's[2] schöne Arbeit vorzüglich orientirt wurden.

Auch in der Entstehung der Geschlechtsorgane stimmt *Clepsine* mit den Gnathobdelliden überein. Der Widerspruch, in welchen meine an *Clepsine* gewonnenen Resultate zu denen betreffs der Kieferegel veröffentlichten stehen, erklärt sich durch einen zweifachen Irrthum. Ich habe fälschlich bei *Nephelis*, *Hirudo* und *Aulastomum* die ausleitenden Gänge der weiblichen Geschlechtsdrüsen aus einer sich gabelnden Einstülpung der definitiven Epidermis hergeleitet und in dem Segment, welches die männliche Geschlechtsöffnung enthält, die der Anlage der Ovarien entsprechenden Zellballen übersehen. Ich war überzeugt, dass Ductus ejaculatorius und Vesicula seminalis gleichfalls aus einer unpaaren, sich gabelnden Einstülpung der definitiven Epidermis hervorgingen. Eine Nachuntersuchung der genannten Gnathobdelliden hat mich besser unterrichtet.

---

[1] A. Graf (4) leugnet ganz allgemein die Bildung von Gefäßen durch »botryoidal tissue«, indessen hat sich Graf, so viel aus seiner Arbeit hervorgeht, nur mit erwachsenen Egeln beschäftigt. Ich habe die Entstehung von Botryoidalgefäßen bei *Hirudo* und *Aulastomum* bestätigen müssen. Dieser Aufsatz (3) ist Graf entgangen.

[2] R. S. Bergh, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.

Demnach ist das Ovarium nebst seinen ausleitenden Gängen homolog den ausführenden Endtheilen (Vesicula seminalis, Ductus ejaculatorius, Spermatophorentasche) der männlichen Geschlechtsdrüsen. Diese, die Hoden, sind nebst Vasa efferentia und deferentia Bildungen eigener Art. Die Betheiligung zahlreicher Segmente an der Erzeugung der Hoden weist auf die Polychäten hin.

Die Differenzen, welche Nephroblasten und Gonoblasten in Aussehen und Lage zeigen, sind meines Erachtens zu gering, um eine Homologie zwischen beiden auszuschließen. Es kann nicht geleugnet werden, dass die Nephridien, der weibliche Geschlechtsapparat und die Endabschnitte der Ausführwege des männlichen aus Zellen hervorgehen, die in jeder Hinsicht in hohem Grade mit einander übereinstimmen.

Santiago de Chile, December 1901.

Litteratur.

1. R. S. Bergh, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
2. O. Bürger, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Nephelis. Zool. Jahrbücher. Abth. für Anat. u. Ontog. Bd. IV. 1891.
3. —— Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Hirudo medicinalis und Aulastomum gulo. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.
4. A. Graf, Hirudineenstudien. Nova Acta. Abh. d. kaiserl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. der Naturforscher. Bd. LXXII. Nr. 2. Halle 1899.
5. R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. Bd. I. 5. Lfg. 2. Aufl. 1894.
6. —— Die Parasiten des Menschen. Bd. I. 6. Lfg. 2. Aufl. Bearb. von Gustav Brandes. 1901.
7. A. Oka, Beiträge zur Anatomie der Clepsine. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.
8. C. O. Whitman, A Contribution to the history of the germ-layers in Clepsine. Journ. of Morphology. Tome I. 1887.

Ferner die in Nr. 3 citirten Arbeiten.

Erklärung der Abbildungen.

Von allen Figuren sind die Umrisse mit Hilfe der Camera gezeichnet.
Der Dotter ist gelb.

Es bedeuten:

bg, Bauchgefäß;
bh, Bauchhöhle;
bm, Bauchmark;
cbl, Cardioblasten;
d, Darm;
dej, Anlage des Ductus ejaculatorius;
dt, Darmtasche;
ep, definitive Epidermis;
ex, Exkretophoren;
fz, Fettzellen;
gbl♂, männliche Gonoblasten;
gbl♀, weibliche Gonoblasten;
hod, Hoden;
k, Kern;
kst, Keimstrang;
lm, Längsmuskelschicht;
my, Myoblasten;
nbl, Nephroblasten;
nph, Nephridium;
ov, Ovarium;
ovd, Oviduct;
r, Rüssel;
rc, Receptaculum des Nephridiums;
rg, Rückengefäß;
rh, Rückenhöhle;
rm, Ringmuskelschicht;
sh, Seitenhöhle;
slf, Schleifentheil des Nephridiums;
so, Somatopleura;
sp, Splanchnopleura;
spt, Septum;
tr, Trichter des Nephridiums;
trz, Trichterzelle;
vdf, Vas deferens;
I, Neuroblast;
II—IV, Myoblasten.

Tafel XXX.

Clepsine sexoculata.

Fig. 1. Querschnitt durch das hintere Ende eines sehr jungen Keimstreifens. *I*, Neuroblast; *II—IV*, Myoblasten. Zeiss D, 3.

Fig. 2. Querschnitt durch das XIII. Segment eines jungen Keimstreifens. Zeiss D, 3.

Fig. 3. Querschnitt durch das XV. Segment eines jungen Keimstreifens. Zeiss D, 3.

Fig. 4 *a* und *b*. Querschnitt durch das X. Segment eines jungen Keimstreifens mit männlichen Gonoblasten. Zeiss D, 3.

Fig. 5. Querschnitt durch das XI. Segment desselben Keimstreifens mit den weiblichen Gonoblasten. Zeiss D, 3.

Fig. 6. Querschnitt aus der Mitte eines jungen Keimstreifens. Zeiss D, 3.

Fig. 7 u. 8. Paramediane Längsschnitte aus einem jungen Keimstreifen. Fig. 8 bildet die hintere Fortsetzung von Fig. 7. Beide Figuren zusammen reichen von der Mitte des V. Segmentes bis zum Anfang des XIV. Zeiss D, 3.

Fig. 9. Wie vorige, aber ein wenig mehr medianwärts. Begreift das XI. und XII. Segment.

Fig. 10. Wie vorige, aber etwas mehr lateral gelegen als die übrigen. Umfasst das VII., VIII. und IX. Segment.

Fig. 11. Aus einem Querschnitt durch einen jungen Embryo; zeigt die Entstehung der Exkretophoren an der Splanchnopleura der Seitenhöhle. Winkel Obj. 8, Oc. 2.

Fig. 12*a—g*. Entwicklung der Fettzellen. In Fig. 12*e* ist die grüne eine Stapelzelle; Fig. 12*f* zeigt eine Exkretophore. Nach Schnitten, welche mit Hämatoxylin-Eosin-Pikrinsäure gefärbt waren. WINKEL Obj. 8, Oc. 2.

Tafel XXXI.

Clepsine sexoculata.

Fig. 13. Querschnitt eines älteren Embryo. X. Segment. ZEISS D, 3.

Fig. 14. Wie vorige. XI. Segment.

Fig. 15. Wie vorige. XII. Segment.

Fig. 16. Querschnitt eines älteren Embryos. Hintere Grenze des XIII. Segmentes. Es ist die Trichterzelle des sechsten Nephridiums getroffen. ZEISS D, 3.

Fig. 17. Querschnitt eines älteren Embryos. Hintere Grenze des XII. Segmentes. Es ist die Trichterzelle des fünften Nephridiums getroffen. ZEISS D, 2.

Fig. 18. Querschnitt eines jüngeren Embryos. XVI. Segment. ZEISS D, 2.

Fig. 19. Querschnitt eines älteren Embryos. Septum zwischen dem XIV. und XV. Segment. ZEISS D, 3.

Fig. 20—22. Paramediane Längsschnitte durch einen älteren Embryo. Fig. 20 umfasst das IX. bis XI. Segment. Fig. 21 umfasst Segment VIII bis XII. (Schnitt der Fig. 20 folgt auf den Schnitt der Fig. 21 unmittelbar medianwärts.) Fig. 22 stellt drei hintere Segmente dar. ZEISS D, 3.

Fig. 23—27 zeigt die Entwicklung des Rückengefäßes an Querschnitten durch die Rückenpartie jüngerer und älterer Embryonen. ZEISS D, 3.

Fig. 28—30 zeigt die Entwicklung des Nephridialtrichters an Querschnitten von jungen Thieren, welche bereits das Mutterthier verlassen haben. WINKEL Obj. 8, Oc. 2.

Tafel XXXII.

Fig. 31—34 und 37 *Clepsine sexoculata*, Fig. 35 und 36 *Clepsine* sp. von der Urville-Insel.

Fig. 31 u. 32. Querschnitte aus dem XIII. und XIV. Segment eines jungen Thieres. ZEISS D, 3.

Fig. 33. Querschnitt aus einem der hinteren Segmente eines jungen Thieres. ZEISS D, 3.

Fig. 34. Querschnitt aus der mittleren Körperregion eines älteren Thieres. ZEISS D, 3.

Fig. 35. *Clepsine* sp. Querschnitt aus der mittleren Körpergegend. ZEISS D, 3.

Fig. 36. *Clepsine* sp. Querschnitt, um die Anlage des weiblichen Geschlechtsapparates zu zeigen. ZEISS D, 3.

Fig. 37. Querschnitt, um die Anlage der Ausführwege des männlichen Geschlechtsapparates zu zeigen. ZEISS D, 3.

Zur Kenntnis der Tricladenaugen und der Anatomie von Polycladus gayi.

Von

cand. phil. **Adele Therese Schmidt.**

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Graz.)

Mit Tafel XXXIII und XXXIV.

Für die nachstehenden Untersuchungen erhielt ich konservirtes Material von Herrn Hofrath Prof. Dr. L. v. Graff. Dasselbe wurde in Paraffin eingebettet und in Schnitte von ca. 5 μ Dicke zerlegt. Die Schnittserien wurden theils mit Hämatoxylin-Eosin, theils mit Benda'schem Eisenhämatoxylin gefärbt. Ab und zu bediente ich mich auch der van Gieson'schen Färbeflüssigkeit.

Die Arbeit führte ich im zool.-zootom. Institute der Universität Graz aus, und es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Hofrath Prof. Dr. L. v. Graff und Herrn Prof. Dr. L. Böhmig, für die reiche Hilfe und Unterstützung bei meinen Untersuchungen meinen innigsten Dank auszusprechen.

Der erste Theil der vorliegenden Arbeit beschäftigt sich mit den Augen verschiedener Tricladen, der zweite handelt über den anatomischen Bau von *Polycladus gayi*.

In seiner Monographie der Landplanarien[1] sagt v. Graff (p. 138), dass die Augen der Landplanarien zwei ganz verschiedene Typen des Baues aufweisen, nämlich: 1) invertirte Kolbenaugen, 2) Retinaaugen. Der erste Typus ist nach v. Graff bei allen mit zahlreichen Augen versehenen Terricolen vertreten, während der letztere den bloß zwei Augen besitzenden Formen zukommt. v. Graff schilderte zwar beide Typen eingehend, doch erschien es wünschenswerth, noch bei einigen anderen Formen die Augen genauer zu studiren.

Zur Untersuchung gelangten: *Pelmatoplana mahéensis* v. Graff,

---

[1] L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig 1899.

Dolichoplana voeltzkowi v. Graff, *Dolichoplana feildeni* v. Graff, *Polycladus gayi* Blanch. Zum Vergleiche zog ich überdies *Dendrocoelum punctatum* Pall. heran.

Pelmatoplana mahéensis v. Graff.

Den einfachsten Bau zeigen die invertirten Kolbenaugen von (*Amblyplana*) *Pelmatoplana mahéensis.* Im Allgemeinen sind die Augen dieser Form nach dem Typus der Augen von *Planaria torva*[1] gebaut, die Hesse in der citirten Arbeit eingehend beschreibt. Allerdings weichen sie auch in einzelnen Punkten nicht unwesentlich ab. Die Verschiedenheiten beziehen sich hauptsächlich auf die Lage und Form der Sehkolben und die Vielzelligkeit des Pigmentbechers.

Wir finden bei unserer Art die Augen in der Nähe der vorderen Körperspitze, in das Körperparenchym eingebettet und überdeckt von Muskulatur und Epidermis.

Der flachschüsselförmige Pigmentbecher (Fig. 7 *pb*), dessen Ränder zumeist etwas eingebogen sind, besteht im Gegensatze zu *Planaria torva* aus mehreren Zellen, deren Kerne an der konvexen Seite des Bechers gelegen sind. Die Höhe dieser Zellen beträgt 7,3 μ bis 14,6 μ. Sie sind dicht erfüllt von runden, annähernd gleich großen, dunkelbraunen Körnchen.

Die Öffnung des Pigmentbechers (Fig. 7), welche hier nicht von einer Cornealmembran verschlossen wird, ist dem Körperinneren zugewandt, so dass die percipirenden Elemente nur von seitlich einfallenden Lichtstrahlen getroffen werden können. Veränderungen in der Epidermis und der Muskulatur über den Augen konnte ich hier nicht konstatiren.

In allen denjenigen Augen, welche ich eingehender untersuchen konnte, waren konstant drei Sehzellen zu erkennen; es ist allerdings möglich, dass in dem einen oder anderen Auge die Zahl dieser Zellen eine geringere ist, dass mithin ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie v. Graff für *Geoplana rufiventris*[2] angegeben hat. Doch vermag ich dies nicht mit Sicherheit zu behaupten.

Die kolbenartig verdickten, distalen Partien dieser drei Sehzellen erfüllen nur zum Theil den Pigmentbecher (Fig. 7). Diese Kolben sind annähernd parallel zu einander gestellt, jedoch nicht, wie bei

---

[1] R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Diese Zeitschr. Bd. LXII. p. 530. Leipzig 1897.

[2] L. v. Graff, l. c. p. 139.

Planaria torva[1], so angeordnet, dass »zwei senkrecht über einander liegen und der dritte sich ihnen so anschmiegt, dass er sie beide gleichmäßig berührt«, sie fallen vielmehr bei unserer Form annähernd in eine Ebene. Die Gestalt der Sehzellen ist eine ausgesprochen kegel- oder kolbenförmige, und wir können an ihnen drei Abschnitte unterscheiden (Fig. 7 *sti*, *n*, *fa*). Jener Theil, welcher der Wandung des Pigmentbechers zugekehrt ist (Fig. 7 *sti*), besteht aus zahlreichen, stäbchenförmigen Gebilden, die in ihrer Gesammtheit die Stiftchenkappe darstellen. Dann folgt eine mittlere Partie, welche den Kern (*n*) enthält und an diese schließt sich dann ein fadenförmiger Abschnitt an, welcher die Verbindung mit dem Gehirn vermittelt (*fa*).

Aus dem Gesagten wie aus Figur 7 erhellt, dass hier die Sehzellen gestaltlich nicht unwesentlich von denen bei *Planaria torva*[2] und *Geoplana rufiventris*[3] abweichen.

Im Einzelnen möchte ich noch hinzufügen, dass ich die Form der Stiftchen nicht deutlich zu erkennen vermochte; sie sind jedoch, wie aus Figur 7 ersichtlich, relativ dick und lang und nehmen mit Hämatoxylin eine ziemlich intensive Färbung an. Der Zellkern (Fig. 7 *n*) ist von ansehnlicher Größe und gleich den Zellen selbst von kegelförmiger Gestalt. Der des mittleren Kolbens des in Fig. 7 abgebildeten Auges hat eine Länge von 7,30 μ bei einer Breite von 5,11 μ. Besonders auffallend ist die Größe und die Form des Kernkörperchens (*nu*), welches eine exquisit-excentrische Lage hat und in jenem Theile des Nucleus sich findet, der von der Stiftchenkappe abgewandt ist.

Zwischen dem Pigmentbecher und der Stäbchenschicht bemerkt man eine homogene wenig färbbare Substanz (Fig. 7 *ga*); es berühren mithin die Enden der Stiftchen die Pigmentzellen nicht, ein Verhalten wie es auch v. GRAFF[4] für *Geoplana rufiventris* angiebt.

Ich gehe zunächst zur Beschreibung der Augen von *Dolichoplana voeltzkowi* und *Dolichoplana feildeni* über, denen sich *Polycladus gayi* anschließen wird. Die beiden erstgenannten Arten besitzen zwei Augen, *Polycladus gayi* dagegen zahlreiche.

Dolichoplana voeltzkowi v. Graff.

Die sehr ansehnlichen, ca. 138 μ langen und 125 μ breiten Augen von *Dolichoplana voeltzkowi* sind seitlich gelegen, etwa 200 μ von dem vorderen Körperende entfernt und mit ihrer Längsachse nur wenig zur Längsachse des Körpers geneigt. Die 112 μ weite Öffnung des Pigmentbechers ist schräg gegen die Dorsalseite gerichtet. Das Epithel enthält oberhalb der Augen wenige oder gar keine Stäbchen, und das Körperpigment fehlt an diesen Stellen vollständig.

---

[1] HESSE, l. c. p. 530. [2] l. c. p. 530. [3] v. GRAFF, l. c. p. 140.
[4] l. c. p. 140.

Der Pigmentbecher (Fig. 2 *pb*) ist vielzellig und hat eine tüten- oder kelchförmige Gestalt, ähnlich wie sie Hesse[1] für *Rhynchodemus terrestris* und v. Graff[2] für *Rhynchodemus pyrenaicus* und *Amblyplana*-Arten beschreiben. Die Zellen des Pigmentbechers sind hier von cylindrischer Gestalt; ihre Höhe variirt zwischen 18,25 μ bis 21,90 μ bei einer Breite von 2,92 μ bis 4,38 μ. Die kleinen, runden Kerne dieser Zellen (Fig. 2 *rpk*) sind an der Außenseite des Pigmentbechers gelegen.

Gleich wie bei *Platydemus grandis*[3] sehen wir auch hier die Augen in mächtige Ganglia optica eingebettet, die, da der Pigmentbecher entsprechend seiner bedeutenden Länge bis nahe zum Gehirn reicht, durch einen nur kurzen Nervus opticus mit letzterem verbunden sind. Die Zellen des Ganglion opticum, denen v. Graff[4] den Namen Retinazellen gegeben hat, sind hier wie bei *Platydemus grandis* in sehr geringer Entfernung um den ganzen Pigmentbecher mehr oder weniger regelmäßig angeordnet. Eine genaue radiäre Stellung war häufig, jedoch nicht in allen Fällen, zu sehen. Die Zellen sind durchschnittlich 12,22 μ lang und 4,23 μ breit und an ihren Enden zu feinen Fasern, den Nerven- und Augenfortsätzen ausgezogen. Während die ersteren gegen das Gehirn ziehen, treten die Augenfortsätze durch die hier sehr deutlich zu sehenden Löchelchen des Pigmentbechers in die Augenkammer ein, um sich in die Kolben als die weiter unten zu besprechenden Achsenfäden fortzusetzen.

Im Gegensatze zu *Platydemus grandis*[5] und weiterhin den übrigen mit Retinaaugen ausgestatteten Formem finden wir hier wie auch bei *Dolichoplana feildeni* und *Polycladus gayi*, dass Retinazellen nicht nur in der Umgebung des Pigmentbechers sondern auch vor der Öffnung desselben gelegen sind und mit den hier befindlichen Sehkolben in Beziehung treten. Speciell für *Dolichoplana voeltzkowi* wäre hervorzuheben, dass die vor dem Pigmentbecher liegenden Retinazellen wenigstens in meinen Präparaten eine etwas abweichende Gestalt besitzen (Fig. 2 *rg*), in so fern die Retinazelle in ganzer Breite in den

---

[1] Hesse, l. c. p. 540. [2] l. c. p. 145. [3] v. Graff, l. c. p. 143.
[4] l. c. p. 144. [5] l. c. p. 144.

Kolben übergeht und der Kern der Zelle direkt vor dem Kolben selbst gelegen ist.

Zu erwähnen ist noch, dass anscheinend auch der hier sehr mächtige Hautnervenplexus einigen Antheil an der Innervirung speciell der vorderen Retinazellen hat. Man sieht ventral vom Gehirn einen mächtigen Nerven abgehen, der aufsteigend gegen den Hautnervenplexus zieht und, zum Auge gelangt, sich an den oberen Theil desselben dicht anlegt (Fig. 2 *npn*). Ein ebensolcher Nerv kommt auch von der dorsalen Seite.

Die Augenkammer ist wie bei *Platydemus grandis* von stark lichtbrechenden langgestreckten, gleichmäßig dicken, drehrunden, säulenartigen Gebilden, den »Sekretprismen« v. GRAFF's, erfüllt. Die feine Zuspitzung ihrer Enden ist auch hier deutlich zu sehen, mit Ausnahme der im vordersten Theile des Pigmentbechers gelegenen, wie schon oben erwähnt. Was die Anordnung der Kolben betrifft, so konvergiren sie gegen eine mehr oder weniger im Centrum der Augenkammer gelegene Stelle. Das bezüglich der Lagerung Gesagte erhellt auch aus Fig. 2.

Eine genauere Untersuchung dieser Kolben auf Querschnitten sowohl als auf Längsschnitten lässt erkennen, dass dieselben aus einer äußeren, dichteren, mit Hämatoxylin sich dunkler färbenden Rinde (Fig. 2 *sti*) und einer inneren, fein fibrillären Marksubstanz (*mk*), wie es auch v. GRAFF für *Platydemus grandis* beschreibt, bestehen. In dieser Marksubstanz ist bei *Dolichoplana voeltzkowi* sehr deutlich ein feiner Faden, der Achsenfaden, zu sehen, welcher den Kolben in ganzer Länge durchzieht und direkt in die Retinazelle übergeht, wie mit besonderer Deutlichkeit an jenen Retinazellen zu erkennen ist, die in der Umgebung des Pigmentbechers gelegen sind. Einen solchen Achsenfaden beschreibt v. GRAFF für *Platydemus grandis* nicht. Bei den gegen die Innenwandung des Pigmentbechers gelegenen Kolben spitzen sich die Marksubstanz wie die Rindenschicht in geringer Entfernung von der Pigmentbecherwandung zu und nur der Achsenfaden tritt durch die Lücken des Pigmentbechers als Augenfortsatz der Retinazelle nach außen, während bei den gegen die Öffnung des Pigmentbechers gerichteten Kolben — wenigstens nach den mir vorliegenden Präparaten (Fig. 2) — die Marksubstanz wie die Rindenschicht bis zu dem Kerne der Retinazelle reichen.

Eine, die Öffnung des Pigmentbechers verschließende, ziemlich stark vorgewölbte Cornealmembran ist vorhanden. Der Cornealmembran vorgelagerte helle Zellen, wie sie v. Graff[1] für *Platydemus grandis* beschrieben hat, konnte ich hier nicht unterscheiden.

Dolichoplana feildeni v. Graff.

Bei *Dolichoplana feildeni* sind am konservirten Thiere die beiden Augen ohne Weiteres als dunkle Punkte zu erkennen. Die Tiefe des Bechers beträgt 87,50 μ, die größte Weite desselben 72,50 μ. Die Augen liegen in der vordersten Körperspitze, ihre Längsachse steht nahezu senkrecht zu der des Körpers. Die Pigmentbecheröffnung ist mithin fast rein seitlich nach außen gerichtet.

Der längliche, eiförmige Pigmentbecher (Fig. 3 *pb*) ist, wie bei *Dolichoplana voeltzkowi* vielzellig, doch haben die Zellen hier nur eine Höhe von 5 μ bei einer Breite von 3,7 μ. Die Kerne dieser Zellen haben die gleiche Lage wie bei der genannten Form, also an dem konvexen Theile des Pigmentbechers.

Die auch hier vorhandene Cornealmembran (*co*) spaltet an jener Stelle, wo sie an den Pigmentbecher angrenzt, wie es v. Graff für *Platydemus grandis*[2] beschreibt, eine feine Membrana limitans interna ab, die nur eine kurze Strecke längs der freien Enden der Pigmentzellen hinzieht.

Die oberhalb des Auges gelegene Muskulatur sowie das Epithel dieses Bezirkes weisen keinerlei Veränderungen auf.

Zu jedem Auge zieht von der dorsalen Seite des Gehirns ein mächtiger Nervus opticus, welcher sich unweit vom Pigmentbecher in zwei Äste theilt, die die Seiten des Bechers umziehend, vor demselben wieder zusammenstoßen (*no*). Die bipolaren Retinazellen umgeben allseitig den Pigmentbecher und finden sich außerdem auch vor diesem (Fig. 3 *rg*), in Übereinstimmung mit *Dolichoplana voeltzkowi*. Der eine Forsatz tritt in das Auge ein (*auf*), der andere geht in die Bildung des Nervus opticus über (*nf*).

Die zahlreichen, cylindrischen Sehkolben sind etwas breiter als diejenigen von *Dolichoplana voeltzkowi*; sie konvergiren in ähnlicher Weise wie dort gegen eine etwas tiefer als das Centrum des Pigmentbechers gelegene Stelle. In ihrem Bau stimmen die Kolben wieder sehr mit denjenigen von *Dolichoplana voeltzkowi* überein, doch vermochte ich hier noch einige Details zu erkennen. Die äußere, dunkler färbbare, dichtere Rindenschicht (Fig. 4, 5 *sti*) umhüllt allseitig die innere hellere Marksubstanz (*mk*), welche von einem sehr deutlich zu erkennenden Achsenfaden durchsetzt wird (*ax*). Die Dicke der Rindenschicht beträgt durschnittlich 0,90 μ, die der Markschicht 4 μ und die des Achsenfadens 1,30 μ.

---

[1] l. c. p. 144. [2] l. c. p. 144.

Während ich für *Dolichoplana voeltzkowi* nur die Existenz dieses Fadens behaupten konnte, vermochte ich hier zu erkennen, dass von demselben feine Fäserchen abzweigen, die die Marksubstanz durchsetzen und in die Rindenschicht eintreten (Fig. 4 und 5 *fb*). Was hier aus ihnen wird, vermag ich allerdings nicht mit Sicherheit zu sagen, werde aber bei der Besprechung von *Dendrocoelum punctatum* auf diesen Punkt zurückkommen.

Einige Male bemerkte ich, namentlich auf Querschnitten, in diesem Achsenstrange einen Hohlraum (Fig. 4, 5 *h*), welcher wahrscheinlich durch Schrumpfung hervorgerufen ist.

Mark und Rindenschicht verschmälern sich auch hier gegen die Innenwand des Pigmentbechers, so dass nur die Achsenfäden zwischen den Pigmentzellen hindurchtreten resp. die Cornealmembran durchbohren, den Augenfortsatz der Retinazellen bildend.

Die Kolben reichen nicht ganz bis zur Wandung des Pigmentbechers. Der dadurch entstehende Raum ist von einer homogen erscheinenden, gallertigen Masse erfüllt (Fig. 3 *ga*). Bei starker Vergrößerung sieht man von dieser feine Fäden in die Pigmentzellen sich senken. Oben reicht die Gallerte bis zur Cornealmembran, an die sie sich eng anlegt, während sie vom Pigmentbecher durch einen sehr schmalen, leeren Raum getrennt ist. Es ist jedoch möglich, dass dieser bei der Konservirung durch Schrumpfung entstanden ist und beim lebenden Thier die Gallerte den ganzen Raum zwischen den Kolben und dem Pigmentbecher erfüllt.

Polycladus gayi Blanch.

Polycladus gayi ist bekanntlich eine vieläugige Form. Die Augen sind im Verhältnis zu der bedeutenden Größe des Thieres klein. Man kann sie an dem konservirten Exemplare selbst mit der Lupe nicht wahrnehmen.

Sie begleiten in zwei Längsreihen angeordnet den Körperrand und stoßen vorn zu einer dichten, einreihigen Stirnzone zusammen, von der wir in dem in Fig. 13 abgebildeten Schnitt, welcher 60 μ vom Vorderende entfernt ist, neun Augen getroffen sehen. Hinter der Stirnzone sind die Augen zunächst zweizeilig angeordnet und liegen fast rein lateral, dicht gedrängt hinter einander; zuweilen traf ich drei in gleicher Höhe. Weiter nach hinten bilden sie nur eine

Reihe, sind etwas gegen die Dorsalseite wie gegen das Epithel verschoben und lassen auch größere Distanzen zwischen sich. Durch Messungen fand ich, dass die weiter nach innen gelegenen Augen durchschnittlich 194 μ, die anderen 111 μ von der Körperoberfläche entfernt liegen. Beachtenswerth ist auch, dass diese meist größer sind als jene, z. B. das äußere 825 μ lang, 575 μ breit, das innere 550 μ lang, 500 μ breit. Ausnahmen kommen vor: man findet sowohl zwei Augen in gleicher Höhe und gleich weit von der Körperoberfläche entfernt, als auch ein kleineres außen, ein größeres innen gelegen. An jenen Stellen, wo die Augen dicht an das Epithel gerückt sind, machen sich in demselben sowie in der Muskulatur Veränderungen bemerkbar. Der betreffende Epithelbezirk erscheint stärker vorgewölbt, die Zellen sind von etwas geringerer Höhe und entbehren der Rhabditen, die Muskulatur tritt zurück, das Körperpigment fehlt.

Wenden wir uns dem feineren Bau der Augen zu, so wäre zunächst zu konstatiren, dass die ungefähr eiförmigen Pigmentbecher (Fig. 1 *pb*) aus zahlreichen, cylindrischen Zellen (*pbz*) bestehen, deren Höhe 18,25 μ, deren Breite 14 μ beträgt. Die Pigmentbecheröffnungen sind je nach der Lage der Augen dorsal oder direkt nach der Seite gerichtet.

Die mit den Augen in Verbindung stehenden Nerven können von vorn herein nicht als Nervi optici bezeichnet werden, da sich von ihnen in größerer oder geringerer Entfernung vom Auge die Nerven für die Sinnesgrübchen abspalten. Die zu den Sehorganen verlaufenden Fasern treten nur an einen Theil des Pigmentbechers heran und breiten sich auch vor der Pigmentbecheröffnung aus, um dann weiterhin die Cornealmembran (*co*) zu durchsetzen, oder zwischen den Zellen des Pigmentbechers hindurchzutreten.

Das Innere des Bechers ist ähnlich wie bei *Dendrocoelum lacteum*[1] von zahlreichen langgestreckten Kolben (Fig. 1) erfüllt, die da, wo sie dicht stehen, sich gegenseitig polygonal abplatten und gegen ihr distales Ende nicht unbedeutend verbreitern. Der Raum, der zwischen dem Pigmentbecher und den Kolben frei bleibt, ist auch hier von einer homogenen schwach gefärbten Gallerte erfüllt (Fig. 1 *ga*).

Bei starker Vergrößerung erkennt man deutlich die Zusammensetzung der Kolben aus einer äußeren, dichteren Schicht, die mehr Farbstoff annimmt und homogen erscheint (*sti*) und einer inneren, helleren von fein fibrillärer Struktur (*mk*). In dieser helleren Schicht ist namentlich im Querschnitt sehr gut ein dunkler Achsenfaden zu unterscheiden, von dem sehr feine Fasern gegen den äußeren, dunkleren Rand des Kolbens verlaufen.

---

[1] Hesse, l. c. p. 536.

Vor dem Pigmentbecher, sowie an jenen Partien desselben, an denen sich der Nerv ausbreitet, liegen große, nahezu kreisrunde Kerne (*rg*) von 6,5 μ Durchmesser. Sie unterscheiden sich von den übrigen Kernen nicht nur durch ihre Größe sondern sie sind auch heller. Es sind dies jedenfalls die Kerne der Sehzellen. Leider konnte ich an meinen Präparaten keine Verbindung solcher Zellen mit den Enden der Kolben erkennen, da die Fasern wahrscheinlich in Folge der Konservirung abgerissen waren.

Mit Rücksicht darauf, dass die Kolben der drei zuletzt besprochenen Augen verhältnismäßig klein und nicht gut erhalten waren, habe ich meine Aufmerksamkeit auch den Augen von *Dendrocoelum punctatum* zugewandt, da mir von dieser Form besser erhaltene Schnittserien vorlagen.

Wie Hesse[1] schon angiebt, ist der Pigmentbecher mehrzellig. Die Dicke der Pigmentbecherwandung betrug an meinen Präparaten durchschnittlich 25 μ, die Weite der Pigmentbecheröffnung 69 μ, im Gegensatze zu Hesse, der für die Dicke der Wandung 8—13 μ, für die Weite der Becheröffnung 120 μ angiebt[2]. Die Pigmentbecheröffnung wird von einer Cornealmembran verschlossen, die Hesse, wie es scheint, übersehen hat, da ich keine speciellen Angaben darüber vorfinde.

Die Augenkammer wird von den Sehkolben nicht vollständig ausgefüllt, zwischen den distalen Enden der Kolben und der Wandung des Pigmentbechers bleibt ein von einer homogenen, wahrscheinlich gallertigen Substanz ausgefüllter Raum, wie ein solcher von Jänichen[3] für *Dendrocoelum lacteum* und andere Süßwassertricladen angegeben wird.

Die Sehkolben, deren Querdurchmesser zwischen 9,4 und 11,28 μ schwankt, zeigen unter einander in so fern einige Verschiedenheiten, als sie zuweilen in ganzer Länge gleichmäßig dick sind, in anderen Fällen an ihrem distalen Ende etwas verbreitert erscheinen; ihr proximales Ende ist scharf abgeschnitten und spitzt sich nicht in der Weise zu, wie oben für die *Dolichoplana*-Arten und *Polycladus gayi* beschrieben wurde.

---

[1] l. c. p. 538. [2] l. c. p. 539.

[3] E. Jänichen, Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. Diese Zeitschr. Bd. LXII, 2. Heft. p. 271. Leipzig 1896.

Der Achsenfaden der Sehkolben (Fig. 6 *ax*) besteht aus exquisit feinen Fibrillen, die fast immer varicöse Verdickungen (Fig. 6 *vv*) erkennen lassen. Von diesem Achsenstrange biegen rechtwinklig feine Fäserchen ab (*fb*), welche die in dem vorliegenden Falle sehr dünne homogene wenig färbbare Markschicht (*mk*) durchsetzen und mit knötchenartigen Verdickungen (*fk*) an der Rindenschicht enden. Bei Untersuchung mit genügend starker Vergrößerung (homogener Immersion) ließ sich feststellen, dass diese Rindenschicht aus, an beiden Enden abgerundeten stäbchenartigen Gebilden (Fig. 6 *sti*), die dem Stiftchenbesatze HESSE's[1] entsprechen, besteht. Ähnliches berichtet HESSE von den Kolben von *Dendrocoelum lacteum.*

Die auf *Dendrocoelum lacteum* sich beziehenden Abbildungen JÄNICHEN's[2] zeigen mit dem von mir gegebenen Bilde (Fig. 6) eine weitgehende Übereinstimmung. JÄNICHEN behauptet zunächst, dass »der Achsenfaden eine klar hervortretende netzige Struktur zeigt«[3]. Dieser Anschauung kann ich mich nach dem früher Gesagten nicht anschließen, sondern möchte vielmehr betonen, dass der Achsenstrang aus einzelnen Fibrillen besteht, die durch eine Zwischensubstanz von einander gesondert sind. Weiterhin giebt JÄNICHEN an, dass »der Achsenfaden von einer Hülle umgeben wird, die dieselbe Struktur wie der Achsenfaden aufweist, jedoch etwas schwächer gefärbt ist«. Diese Hülle entspricht der von mir besprochenen Marksubstanz, die von den Fibrillen durchsetzt wird, welche vom Achsenstrange abzweigen. Bezüglich der Rindenschicht (JÄNICHEN, Taf. X, Fig. 13 *ab*) ist JÄNICHEN im Zweifel, ob man dieselbe der Stiftchenschicht HESSE's oder der Kolbenplatte JÄNICHEN's bei *Planaria gonocephala* homologisiren darf. Meiner Ansicht nach und in Übereinstimmung mit HESSE haben wir es hier mit vollständig gleichen Bildungen zu thun, wie denn auch meine Auffassung des Baues der Kolben bezüglich *Dendrocoelum punctatum* mit der HESSE'schen übereinstimmt.

Vergleichen wir nun die Sehkolben von *Dendrocoelum punctatum* mit denjenigen von *Polycladus gayi*, dann weiterhin den beiden *Dolichoplana*-Arten, sowie denjenigen von *Pelmatoplana sondaica*[1], so ergiebt sich eine sehr weitgehende Übereinstimmung; nur liegen hier die Verhältnisse, und dabei spielt die Größe der Kolben wohl eine bedeutende Rolle, klarer. Insonderheit möchte ich bezüglich der Rindenschicht annehmen, dass dieselbe auch bei den beschriebenen Landplanarien aus Stiftchen besteht, und dass nur des ungünstigen

---

[1] l. c. p. 536. [2] l. c. Taf. X, Fig. 13, 14. [3] l. c. p. 270.

[1] v. GRAFF, l. c. p. 141.

Erhaltungszustandes wegen die zarten Gebilde nicht deutlich zu sehen waren. Aus diesem Grunde habe ich den Ausdruck Sehkolben der von v. Graff für *Platydemus grandis* gebrauchten Benennung Sekretkolben, vorgezogen.

Wenn man das hier über die Augen der *Dolichoplana*-Arten Mitgetheilte mit dem vergleicht, was v. Graff über typische Retinaaugen, speciell über die von *Platydemus grandis* sagt, so ergeben sich trotz mannigfacher Übereinstimmung doch auch wesentliche Verschiedenheiten.

Da wie dort wird der Pigmentbecher allseitig von Retinazellen umgeben, die das Ganglion opticum bilden und deren Augenfortsätze in das Augeninnere eindringen. Während nun aber nach v. Graff (p. 144) bei *Platydemus grandis* »vor der Cornealmembran sich zu einer einfachen epithelialen Schicht ausgebreitete helle Zellen mit runden Kernen finden« und die Pigmentbecheröffnung dadurch vollständig abgeschlossen erscheint, sehen wir, dass die Cornealmembran bei den *Dolichoplana*-Arten von eintretenden Nervenfasern durchbohrt wird, dass also in dieser Beziehung Anklänge an das Verhalten, wie wir es bei invertirten Kolbenaugen finden, vorliegen.

Die Anordnung der Sehkolben respektive Sekretprismen (*Platydemus grandis*) ist jedoch da wie dort die gleiche; wir sehen, dass dieselben allseitig nach einem Punkte konvergiren.

Was den Unterschied zwischen Sekretprismen und Sehkolben betrifft, so möchte ich darauf hinweisen, dass der Hauptunterschied darin besteht, dass die Sekretprismen nach v. Graff's Angaben in ihrer Rindenschicht kein Stiftchen erkennen lassen, und dass weiterhin ein Achsenfaden zu fehlen scheint. Bezüglich des ersten Punktes möchte ich erwähnen, dass auch bei den *Dolichoplana*-Arten die Rindenschicht ein granulirtes Aussehen zeigte, dass aber Stiftchen nicht zu erkennen waren. Wie ich oben bei dem Vergleiche der Sehkolben von *Dolichoplana* und *Dendrocoelum punctatum* ausführte, möchte ich das Fehlen der Stiftchen auf eine weniger günstige Konservirung zurückführen. Es wäre also der Mangel der Stiftchen für *Platydemus grandis* durch weniger gute Erhaltung zu erklären. Größeres Gewicht könnte man vielleicht dem Umstand beimessen, dass bei *Platydemus grandis* und allen mit Retinaaugen versehenen Formen ein Achsenfaden, der ja eine direkte Fortsetzung des Augenfortsatzes der Retinazelle ist, fehlen soll. Der Mangel eines solchen würde allerdings der Anschauung v. Graff's, dass die »Sekretprismen« lichtbrechende und nicht lichtpercipirende Gebilde sind, eine große Stütze verleihen.

Mit Rücksicht auf die Wichtigkeit dieser Frage habe ich die vorhandenen Präparate von *Platydemus grandis* einer Untersuchung unterzogen und wenigstens in einzelnen der »Sekretprismen«, allerdings nicht sehr deutlich, Gebilde erkannt, die als Achsenfäden in Anspruch zu nehmen wären.

Ich möchte daher die »Sekretprismen« der Retinaaugen und die Sehkolben der invertirten Kolbenaugen als homologe Gebilde auffassen. Dem zufolge wäre die Scheidung der Tricladenaugen in Retina- und invertirte Kolbenaugen, wie sie von v. GRAFF aufgestellt wurde, fallen zu lassen; es würden die Sehorgane sämmtlicher Tricladen als invertirte Kolbenaugen zu bezeichnen sein. Es ergeben sich nun allerdings bei einem Vergleiche mannigfache Verschiedenheiten, denken wir an die Augen von *Planaria torva* einerseits, an *Platydemus grandis* andererseits; im Principe sind sie jedoch meiner Ansicht nach gleich gebaut, wie aus dem früher Gesagten hervorgeht.

Anatomie von Polycladus gayi.

Das Epithel von *Polycladus gayi* besteht, wie schon v. GRAFF[1] angiebt, aus sehr schlanken Zellen, deren Höhe in meinen Präparaten dorsal durchschnittlich 0,033 mm, ventral 0,063 mm beträgt. Das Plasma zeigt eine feine, fibrilläre Struktur; die im basalen Theile der Zellen gelegenen Kerne sind auf der dorsalen Seite etwas größer als auf der ventralen. Gegen die Seitenkanten verschmälert sich das Epithel beider Flächen rasch und in der hier befindlichen, kernlosen Partie desselben finden sich die weiter unten zu besprechenden Sinnesgrübchen.

Die Basalmembran bildet eine feine Linie zwischen Epithel und Hautmuskelschlauch. Sie ist ventral um ein Geringes stärker als dorsal (Fig. 10 *bm*).

In Übereinstimmung mit v. GRAFF[2] finde ich, dass die stäbchenförmigen Körper in den dorsalen Epithelzellen besonders massenhaft auftreten. Speciell hervorzuheben wäre, dass, während die Stäbchen in der vordersten Körperpartie das ganze dorsale Epithel gleichmäßig dicht erfüllen, sie in einiger Entfernung (ca. 3 mm) von der vorderen Körperspitze nur noch in zwei, ungefähr 1,8 mm seitlich von der Medianlinie gelegenen, nahezu 3 mm breiten Zonen eben so dicht gehäuft sind. Was die Form dieser Gebilde betrifft, so fand ich wie v. GRAFF[3] alle Übergänge »von minimalen spindel- oder eiförmigen

---

[1] l. c. p. 47. [2] l. c. p. 60. [3] l. c. p. 60.

Rhabditen durch bauchig aufgetriebene, wurstförmige, an den Enden abgestumpfte und spindel- oder keulenförmige, bis zu den fadenförmigen, oft die doppelte Höhe des Epithels erlangenden Rhammiten«. — Im Epithel der Bauchfläche sind zahlreiche, kleinere und größere Rhabditen gelegen. — Die Bildungszellen findet man unter dem Hautmuskelschlauche, hier und da auch zwischen den Muskelbündeln desselben.

Von Drüsen sind sowohl cyanophile Schleimdrüsen, als auch erythrophile Körnerdrüsen vorhanden. Die ersteren münden an der ganzen Körperoberfläche aus, jedoch nicht an allen Stellen in gleicher Menge. Sie liegen zwischen den Stäbchenbildungszellen und dem Darm, beziehungsweise den Geschlechtsdrüsen, wo sie, namentlich dorsal, ein ziemlich dicht gedrängtes Lager bilden. Sie dringen auch zwischen die Darmäste und die einzelnen Dotterstocksfollikel ein, um dann zwischen diesen und der Nervenplatte wieder in großer Masse aufzutreten; sehr zahlreich trifft man sie auch weiterhin in den seitlichen Partien des Körpers (Fig. 10, 12 *cyd*). Die Ausführungsgänge verlaufen, sich verästelnd, hauptsächlich gegen die Bauchfläche sowie die Körperränder.

Die erythrophilen Körnerdrüsen sind ebenfalls im ganzen Körper vertheilt, doch finden sie sich dorsal weit häufiger als ventral (Fig. 12 *ed*). Was ihr Vorkommen in den Seitenkanten des Körpers betrifft, so lesen wir bei v. GRAFF[1]: »Ich kann für *Polycladus gayi* bestimmt angeben, dass die Kantendrüsen dieser Species gar nicht den Charakter der Kantendrüsen der übrigen Landplanarien an sich tragen, sondern sich mehr als eine lokale Anhäufung von birnförmigen, erythrophilen Drüsen darstellen.« Solche Anhäufungen von erythrophilen Drüsen sind, in den seitlichen Partien, in meinen Präparaten allerdings auch zu sehen, doch konnte ich eine so regelmäßige Gruppirung und eine ausgesprochen birnförmige Gestalt derselben, wie sie v. GRAFF[2] in den weiter rückwärts gelegenen Partien fand, in dem von mir untersuchten, vorderen Körperabschnitt nicht konstatiren. Ich fand sie hier vielmehr unregelmäßig in den Seitenkanten angeordnet und in erheblich geringerer Anzahl.

Den kolossalsten Hautmuskelschlauch unter allen Landplanarien hat nach v. GRAFF[3] *Polycladus gayi*. Es sind in ihm alle drei Fasersysteme, Ring-, Diagonal- und Längsfasern, vertreten. Im Allgemeinen ist auf der dorsalen Seite der Hautmuskelschlauch kräftiger ausgebildet als ventral. Fast gänzlich unterbrochen erscheint er im Bereiche der Sinneskante, wo von jeder der drei Schichten nur einzelne Fasern zu sehen sind und zwar erfolgt die Abnahme dorsal wie ventral ganz allmählich.

---

[1] l. c. p. 66. [2] l. c. Taf. XXX, Fig. 6. [3] l. c. p. 75.

Schon in der vordersten Körperspitze lassen sich, namentlich dorsal, die drei typischen Schichten ohne Mühe erkennen. Sie haben 0,5 mm vom Vorderende entfernt, in der Medianlinie, bereits eine Mächtigkeit von 100 μ (12,5 μ Ringfasern, 37,5 μ Diagonalfasern, 50 μ Längsfasern), in einem Abstande von 4,5 mm gewinnen sie eine Mächtigkeit von 140 μ und in einer Entfernung von ungefähr 2,5 cm erreichen sie dorsal eine von 262 μ, ventral 200 μ. Was die Dicke der einzelnen Fasern betrifft, so wäre zu sagen, dass die Fasern der Längsbündel (Fig. 10, 12 *hml*) am stärksten, diejenigen der Ringschicht (Fig. 10, 12 *hmr*) am schwächsten sind, während die Diagonalfasern die Mitte zwischen beiden halten. (In den Fig. 10 und 12 tritt die Diagonalschicht nicht hervor. Doch kann ich da auf die in v. GRAFF's Monographie Taf. XXX, Fig. 5 gegebene Abbildung verweisen, in der alle drei Muskelschichten dargestellt sind.)

Die Parenchymmuskulatur ist wie bei allen platten und plankonvexen Formen des Genus *Geoplana* und *Artioposthia*[1] sehr schwach entwickelt. Zwar kommen sowohl longitudinal, transversal als auch dorsoventral verlaufende Fasern vor, doch sind sie sämmtlich sehr schwach ausgebildet und meist nur die dorsoventralen, sehr selten auch die longitudinalen zu lockeren Bündeln vereint.

Das Centralnervensystem besitzt in der vorderen, vor dem Darm gelegenen Körperregion die Gestalt einer, mehr oder weniger kompakten, gegen die Dorsalseite etwas vorgewölbten Platte, welche von spärlichen Bindegewebsfasern und Drüsen durchsetzt wird und mit einem, namentlich in den seitlichen Partien sehr mächtigen Belag von Ganglienzellen versehen ist. Dieser Belag hüllt auch die zu den Grübchen und Augen ziehenden verschmälerten Partien der Platte ein. Eine Scheidung in Grübchen und Augennerv ist, insbesondere in diesem vordersten Abschnitte noch nicht zu machen, da in demselben die von der Nervenplatte ausgehenden Faserstränge sowohl mit den Grübchen der Sinneskante als auch mit den Augen in Verbindung treten. Weiter nach hinten gehen, wie schon oben bei der Besprechung der Augen gesagt wurde, horizontal Nerven ab, die, sich theilend, sowohl die Sinnesgrübchen als die Augen versorgen. Auch diese Nerven sind von einem ungewöhnlich starken Belag von Ganglienzellen umgeben.

---

[1] v. GRAFF, l. c. p. 77.

Mit Beginn des Darmes macht sich auf der dorsalen Seite der Nervenplatte eine mediane Depression bemerkbar, wodurch diese in eine rechte und eine linke Hälfte oder Anschwellung (Fig. 10, 12 *nl*) getheilt wird. Die diese Hälften verbindende mittlere Partie weicht auch im histologischen Bau von den seitlichen Anschwellungen ab (Fig. 10, 12 *nlc*). Während die letzteren ein kompaktes, stellenweise fein granulirtes Gefüge, in dem sich zahlreiche Ganglienkerne finden, aufweisen (Fig. 10, 12 *nl*), erscheint die mittlere Partie aus lockeren, weitmaschig angeordneten Faserbündeln zusammengesetzt (Fig. 10, 12 *nlc*). Auch bin ich geneigt die hier vorhandenen Zellen, beziehungsweise Kerne, als Gliazellen und nicht als Ganglienzellen aufzufassen. Weiter nach hinten nimmt die ganze Nervenplatte an Dicke ab; die beiden Anschwellungen treten nur noch undeutlich hervor. Im Flächenschnitte bieten auch diese Partien der Nervenplatte jetzt ein gefenstertes Aussehen, wie ich es oben für die mittlere Region beschrieben habe (Fig. 16 *nl*). In so fern nur macht sich ein Unterschied bemerkbar, als in der letzteren die fein granulirten Stellen (Fig. 16 *gs*) fehlen. Aus Fig. 16 ist auch ersichtlich, dass die die beiden Anschwellungen verbindende Nervenmasse in keiner Weise regelmäßig angeordnet ist, sondern dass sie vielmehr unregelmäßig gelagerte, sich kreuzende oder mit einander anastomosirende Faserbündel darstellt.

Vergleicht man das hier über das Centralnervensystem von *Polycladus gayi* Gesagte mit dem, was v. GRAFF[1] über dasjenige von *Geoplana rufiventris* angiebt, so findet man die von dem Genannten[2] ausgesprochene Vermuthung bestätigt, dass hier »ganz ähnliche Verhältnisse herrschen«. Hier wie dort findet sich ein sehr primitives Centralnervensystem in Form einer durch den ganzen Körper ausgespannten Nervenplatte, die ein vielfach durchbrochenes Geflecht von Nerven darstellt und keine deutlich ausgesprochene Differenzirung in Längsstämme und Querkommissuren aufweist. Seitlich legt sich, inbesondere in den vorderen Partien, die Nervenplatte beider Formen mit ihrem Außenrande direkt an die Sinneskante und die Grübchen derselben an; eine Scheidung der Grübchen- und Seitenrandnerven vom Centralnervensystem ist also weder in dem einen noch in dem anderen Falle zu machen. Eine deutliche Differenzirung des Centralnervensystems in eine Gehirnregion und in Längsstämme ist hier eben so wenig vorhanden wie bei *Geoplana rufiventris*. In dem vordersten Theile des Thieres ist allerdings die Nervenplatte etwas dicker und kompakter, sie geht aber allmählich in zwei zu den Seiten der Medianebene gelegenen Anschwellungen über, die ihrerseits caudad, wie die ganze Platte nach und nach an Mächtigkeit abnehmen.

---

[1] l. c. p. 120. [2] l. c. p. 121.

Wenn nun auch der vorderste Theil der Nervenplatte bei *Polycladus gayi* ein sehr kompaktes Gefüge aufweist und besonders stark von Ganglienzellen umhüllt und durchsetzt ist, so erreicht derselbe doch durchaus nicht jene Komplicirtheit, wie sie v. Graff[1] für *Geoplana atra* beschrieben hat.

Die Sinnesgrübchen begleiten den Körperrand und vereinigen sich ungefähr 70 μ hinter der vorderen Körperspitze zu einer auf der Ventralseite gelegenen Querreihe. Eine zweite solche Reihe, an deren Bildung sich etwa zehn Grübchen betheiligen, findet sich bemerkenswerther Weise zwischen der erst erwähnten und dem vorderen Körperpol. Ähnliches wurde bisher bei keiner Form beobachtet. In den seitlichen Partien sind die Grübchen nächst der oben erwähnten Vereinigung in Viererreihen angeordnet und folgen dicht hinter einander. Weiter rückwärts werden sie durch größere Abstände getrennt und weisen auch eine minder regelmäßige Gruppirung auf (Fig. 10, 12 *gr*). Die Tiefe der Grübchen beträgt ca. 50 μ. In ihrer Form sowie in ihrem Bau stimmen sie mit denjenigen von *Geoplana rufiventris*[2] vollkommen überein. Was die Innervirung betrifft, so kann ich ebenfalls auf das von v. Graff[3] für *Geoplana rufiventris* Gesagte verweisen.

Die Ovarien sind bei meinem Exemplare ca. 5 mm vom Vorderende entfernt. In Folge der dorsoventralen Abplattung haben sie eine scheibenförmige Gestalt. Ihr Durchmesser in der Längsrichtung des Körpers beträgt 0,385 mm, der Querdurchmesser 0,506 mm, der der Höhe durchschnittlich 0,177 mm und nimmt nur an jenen Stellen, wo die Oviducte einmünden, etwas zu (Fig. 14 *ov*).

Sie liegen zu beiden Seiten des vorderen Hauptdarmes, ziemlich stark medial, direkt über dem Gehirn und erscheinen in eine kleine Vertiefung desselben eingebettet, wie Ähnliches v. Graff[4] für *Cot. megalophthalma* und *Artioc. speciosus* beschreibt.

Über den feineren Bau kann ich nichts angeben, da der Erhaltungszustand in meinen Präparaten ein wenig günstiger war. Ich vermochte nur eine, das Ovar umgebende feine Tunica propria zu erkennen, innerhalb welcher große, mehr oder weniger ovale Kerne und Eizellen gelegen waren (Fig. 14 *eiz*).

---

[1] l. c. p. 121. [2] v. Graff, l. c. p. 133. Taf. XXII, Fig. 6.
[3] l. c. p. 133—134. [4] l. c. p. 151.

Die Oviducte entspringen, mit einer trichterförmigen Erweiterung, an der dorsalen Wand des Ovars (Fig. 14) ein Verhalten, wie es v. Graff[1] als »sehr bemerkenswerth für *G. argus*, *Ch. langi*, *C. iheringi* und *G. ladislavii*« angiebt, und biegen alsbald nach hinten um. Ihr Querdurchmesser beträgt ungefähr 90 μ, ihre Höhe 80 μ, sie sind mithin in dorsoventraler Richtung etwas abgeplattet.

Sie werden von ca. 22,26 μ hohen cylindrischen Zellen ausgekleidet (Fig. 14 und 15 *ep*), deren mehr oder weniger ovale Kerne durchschnittlich 8 μ messen. Die wie gewöhnlich in dem Oviduct spiralig eingerollten Cilien dieser Zellen sind stellenweise wenigstens gut zu erkennen (Fig. 11 *ci*). Die in Fig. 14 gezeichneten Zellen (*zpf*), welche den Oviduct von den Ovarien trennen, gehören vielleicht dem Keimstocke an, möglicherweise aber bilden sie einen besonderen Zellpfropf, welcher das Sperma (*sp*) am vorzeitigen Eindringen in das Ovar hindert.

Ihre Muskulatur ist gleich vom Beginn an verhältnismäßig mächtig entwickelt und verstärkt sich, nach v. Graff's[2] Angaben, noch erheblich in den hinteren Anschwellungen, wo sie, wie ich aus der von v. Graff (Taf. XXX, Fig. 8) gegebenen Abbildung schließen muss, auch eine andere Anordnung hat, als in den von mir untersuchten vorderen Partien. In den letzteren besteht sie aus nicht scharf von einander gesonderten Längs- und Ringfasern. Diese sind so angeordnet, dass dem Epithel zunächst eine schwache, von wenigen Ringfasern durchzogene Längsmuscularis anliegt (Fig. 11 *lm*), die von einer mächtigen Faserschicht umhüllt wird, deren Elemente, wie mit besonderer Deutlichkeit an Tangentialschnitten zu sehen ist, der Hauptsache nach schräg verlaufen und innig verflochten sind (Fig. 11 und 15 *rm*).

Die von v. Graff[3] für *Polycladus gayi* erwähnte kranzförmige Anordnung der Bindegewebskerne (Fig. 11 und 14 *bgk*) um den Oviduct fand auch ich in meinen Präparaten.

Die Dotterstöcke beginnen 2 mm vom Vorderende entfernt, mithin etwa 3 mm vor den Ovarien. Sie liegen dorsal sowohl als ventral den Darmdivertikeln sehr dicht an (Fig. 10 *do*) und dringen hier und da auch zwischen die Darmäste ein (Fig. 8). Die einzelnen Follikel sind durch Bindegewebsfasern von einander getrennt, welche sich direkt in das umgebende Balkenwerk fortsetzen. Im Übrigen stimmt der Bau der Dotterzellen mit den von v. GRAFF[1] gemachten allgemeinen Angaben vollkommen überein. Die Dotterstöcke münden stets von der dorsalen Seite her in den Oviduct. Wir finden an den betreffenden Stellen (Fig. 11) ganz außerordentlich flache, fast scheibenförmige Dottertrichter, die hauptsächlich von der Muskulatur (*m*) des Oviductes gebildet werden. Die Kommunikation zwischen Oviduct und Dotterstock wird zunächst durch einen Zellpfropf (*zpf*) verhindert; ein Zerfall desselben wird erst den Eintritt der Dotterzellen in den Oviduct gestatten.

---

[1] l. c. p. 153. [2] l. c. p. 153. [3] l. c. p. 153.

Die Hoden finden wir dorsal vom Darm; eine eben solche Lage beschreibt v. GRAFF[2] für alle neotropischen *Geoplana*-Arten mit platter, breiter Körpergestalt, sowie für die ebenfalls neotropische Gattung *Choeradoplana*. Wie aus Fig. 8 zu erkennen ist, liegen sie direkt oberhalb der Dotterstöcke, dicht neben einander. Im Querschnitte bemerken wir jederseits drei bis acht; sie sind nicht sehr regelmäßig in Längsreihen angeordnet (Fig. 9 *te*). Die ersten Hoden treten etwa 20 mm hinter der vorderen Körperspitze auf, sie liegen mithin relativ weit hinter den Ovarien. In dieser Beziehung macht *Polycladus gayi* eine Ausnahme von der, von v. GRAFF[3] aufgestellten Regel, nach welcher die Hoden der Landplanarien dicht hinter den Ovarien beginnen. Die Form der einzelnen Hoden ist sehr verschieden. Es kommen sowohl rundliche, ovale, als auch birnförmige und ganz unregelmäßig gestaltete vor. Diese wechselnde Gestaltung ist vielleicht auf die bei der Konservirung erfolgte Kontraktion zurückzuführen. Von der Darstellung des Baues der Hoden sehe ich hier ab, da meine Befunde mit den von v. GRAFF[4] gemachten allgemeinen Angaben über den Bau dieser Organe übereinstimmen.

Vasa deferentia waren bei dem mir vorliegenden, anscheinend jungen Thiere noch nicht entwickelt.

Zum Schlusse sei noch bemerkt, dass ich im Parenchym dasselbe Gebilde gefunden habe, welches v. GRAFF[5] als Arthropodenei beschreibt. Doch war der Erhaltungszustand desselben zu genaueren Untersuchungen durchaus nicht geeignet (Fig. 9 *cy*).

Was die Stellung der Gattung *Polycladus* im System betrifft, so sagt schon v. GRAFF (p. 292), dass sie in ihrer Organisation den echten

---

[1] l. c. p. 155. [2] l. c. p. 159. [3] l. c. p. 160. [4] l. c. p. 160.
[5] l. c. p. 252.

Geoplana-Arten nahe verwandt ist und nur wegen ihrer extremen Körperform eine generische Sonderstellung verdient.

Bezüglich der Hautdrüsen, der stäbchenförmigen Körper, der kolossalen Entwicklung des Hautmuskelschlauches bei schwacher Ausbildung der Parenchymmuskulatur, so wie der ursprünglichen Verhältnisse des Kopulationsapparates, hat schon v. Graff (p. 400) auf die große Übereinstimmung beider Arten verwiesen. Weitere Momente, die auf die nahe Verwandtschaft der Gattung *Polycladus* mit den niedersten Geoplanen hinweisen, finden wir in der Lage der Geschlechtsdrüsen und in dem primitiven diffusen Bau der Nervenplatte.

Graz, im Februar 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

au, Auge;
auf, Augenfortsatz;
ax, Achsenfaden;
bgf, Bindegewebsfaser;
bgk, Bindegewebskern;
bm, Basalmembran;
ci, Cilien des Oviductes;
co, Cornealmembran des Auges;
cy, Cyste;
cyd, cyanophile Schleimdrüsen;
D, Hauptdarm;
da, Darmdivertikel;
do, Dotterstöcke;
doz, Dotterzelle;
ed, erythrophile Körnerdrüsen;
eiz, Eizelle;
ep, Körperepithel;
ep', Epithel des Oviductes;
fa, fadenförmiger Abschnitt des Sehkolbens;
fb, die den Achsenstrang des Sehkolbens mit der Rindenschicht verbindende Fibrille;
fk, knötchenartige Verdickung derselben;
ga, gallertige Masse zwischen Pigmentbecher und Sehkolben;
gr, Sinnesgrübchen;
gs, granulirte Substanz in der Nervenplatte;
h, Hohlraum im Achsenstrang;
hml, Längsnerven des Hautmuskelschlauches;
hmr, Ringmuskeln desselben;
lm, Längsmuskeln des Oviductes;
m, die den Dottertrichter bildende Muskulatur;
mdv, Dorsoventralfasern der Parenchymmuskulatur;
mk, Markschicht der Sehkolben;
n, Nucleus;
nc, Seitenrandnerv;
nl, die die Längsnervenstämme andeutenden seitlichen Anschwellungen der Nervenplatte;
nlc, mittlere Partie der Nervenplatte;
no, Nervus opticus;
np, Hautnervenplexus;
npn, dem Hautnervenplexus angehörender, zum Auge ziehender Nerv;
nu, Nucleolus;
nf, Nervenfortsatz der Retinazelle;
od, Oviduct;
ov, Ovar;
pb, Pigmentbecher des Auges;
pbz, Zellen des Pigmentbechers;
rpk, Kern derselben;
rg, Retinazelle;
sl, Lücken im Pigmentbecher;
sp, Sperma;

sti, Rindenschicht der Sehkolben;
te, Hoden;
vv, varicöse Verdickungen der Fibrillen des Achsenstranges;
zpf, Zellpfropf.

Sämmtliche Figuren wurden mittels eines Abbe'schen Zeichenapparates in der Höhe des Objekttisches entworfen. Benutzt wurde, mit Ausnahme der unten angeführten Fälle, ein Mikroskop aus der Werkstätte von W. und H. Seibert in Wetzlar.

Tafel XXXIII.

Fig. 1. Schnitt durch das Auge von *Polycladus gayi*. Obj. VI, Oc. 1.

Fig. 2. Schnitt durch das Auge von *Dolichoplana voeltzkovi*. Obj. IV, Oc. 2.

Fig. 3. Schnitt durch das Auge von *Dolichoplana feildeni*. Obj. VI, Oc. 0.

Fig. 4. Querschnitt durch vier Sehkolben von *Dolichoplana feildeni*. Obj. VII, Oc. 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch einen Sehkolben von *Dolichoplana feildeni*. Obj. VII, Oc. 2.

Fig. 6. Schnitt durch einen Sehkolben von *Dendrocoelum punctatum*. Obj. 1/20, hom. Immers. Oc. 1.

Fig. 7. Schnitt durch das Auge von *Pelmatoplana mahéensis*. Obj. VI, Oc. 1.

Fig. 8. Theil eines Querschnittes durch *Polycladus gayi*. Reichert, Obj. I, Oc. 2.

Fig. 9. Theil eines Flächenschnittes durch *Polycladus gayi*. Reichert, Obj. I, Oc. 2.

Tafel XXXIV.

Fig. 10. Theil eines 6,22 mm vom Vorderende entfernten Querschnittes durch *Polycladus gayi*. Reichert, Obj. Ia, Oc. 2.

Fig. 11. Einmündungsstelle des Dotterstockes in den Oviduct. Obj. IV, Oc. 2.

Fig. 12. Theil eines Querschnittes durch *Polycladus gayi*. 1,34 mm vom Vorderende entfernt. Reichert, Obj. Ia, Oc. 2.

Fig. 13. Querschnitt durch *Polycladus gayi*. 0,060 mm vom Vorderende entfernt. Obj. I, Oc. 1.

Fig. 14. Beginn des Oviductes. Obj. IV, Oc. 2.

Fig. 15. Tangentialschnitt des Oviductes. Obj. IV, Oc. 2.

Fig. 16. Flächenschnitt durch die Nervenplatte. Obj. I, Oc. 1.

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

VIII. Weitere Thatsachen. Allgemeines.

Von

Dr. Richard Hesse,

a. o. Professor an der Universität Tübingen.

Mit Tafel XXXV und 7 Figuren im Text.

Hiermit bringe ich die vorliegenden Untersuchungen über die Sehorgane der Wirbellosen[1] zu einem vorläufigen Abschluss. Einen Abschluss nenne ich es, weil ich dem beigebrachten thatsächlichen Material hier eine allgemeine Schlussbetrachtung folgen lasse, in der ich aus dem, was von Anderen und mir selbst ermittelt ist, dasjenige zusammenfasse, was mir allgemeinere Bedeutung zu haben scheint, das hervorhebe, was Gemeinsames bei den Sehorganen verschiedener Thiere gefunden ist, und schließlich eine vergleichende Zusammenstellung, eine »Eintheilung« der Sehorgane liefere, welcher ich einige Folgerungen und Betrachtungen anfüge. Für mich ist dieser Abschluss nur ein vorläufiger; denn es sind mir im Verlauf dieser Untersuchungen so viele Fragen von Interesse aufgestoßen, dass ich es noch nicht vermag, mich von dem Studium der Sehorgane abzuwenden. Für Andre ist überhaupt hiermit kein Abschluss gegeben; ich hoffe sogar, dass ich für den Einen oder Anderen den Anstoß zu einem Anfang gebe, indem er unter den Gesichtspunkten, die in diesen Abhandlungen die leitenden sind, an die Untersuchung anderer Sehorgane herantritt und durch seinen Widerspruch oder seine Zustimmung beiträgt zur Klärung der hier behandelten Fragen. Nur durch das Zusammenarbeiten Vieler kann die Fülle des Materials bewältigt, die Menge der Fragen beantwortet werden, und je mehr

---

[1] Ich werde auf die früheren Abhandlungen dieser Reihe der Einfachheit wegen stets nur durch die eingeklammerte betreffende Nummer, z. B. (III), Bezug nehmen.

Forscher sich in das Studium der Sehorgane vertiefen, um so mehr steigt die Aussicht, dass wir in absehbarer Zeit eine vollkommenere Übersicht über dies Organsystem bekommen — denn jetzt klaffen noch überall Lücken. Besonders freudig wäre es zu begrüßen, wenn auch die Physiologen sich mehr als bisher der Untersuchung dieser Organe bei den wirbellosen Thieren annehmen wollten.

Zunächst gebe ich hier noch einige von einander ganz unabhängige Sonderuntersuchungen über die Sehorgane der Naideen, der Chätognathen und die schon vielfach bearbeiteten, aber bisher nur ungenügend verstandenen Gastropodenaugen. Im zweiten Abschnitt werde ich dann über die recipirenden Endorgane der Sehzellen und über die Rolle des Pigments in den Sehorganen zu sprechen haben und dann eine Eintheilung dieser Organe versuchen. Schließlich folgen noch einige phylogenetische Betrachtungen; ich erwarte nicht, dass diese von allen Lesern gebilligt werden: wenn der Eine sie zu weit gehend findet, wird der Andere vielleicht umgekehrt eine genügende Ausdeutung der Thatsachen vermissen. Ich selbst lege mehr Werth auf die negative als auf die positive Seite dieser Auseinandersetzungen. In vielen Punkten scheitert auch hier der Versuch größerer Exaktheit an der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis der Receptionsorgane überhaupt, nicht bloß der Sehorgane.

1. Weitere Thatsachen.

A. Die Sehorgane von Stylaria lacustris L.

Die Organe, welche sich als dunkle Punkte zu beiden Seiten des Vorderendes vieler Naideen abheben, sind schon frühzeitig von den Beobachtern als Augen angesehen worden. ROESEL VON ROSENHOF hält sie für solche; SCHÄFFER findet sie den Augen ähnlich, wagt jedoch nicht, sie geradezu für solche zu erklären. O. F. MÜLLER äußert die Ansicht, dass bei Egeln, Naiden und Plattwürmern die dunklen Punkte im Vordertheile des Körpers dem Sehen dienen, und begründet dies mit ihrer Lage am vorderen Körperende, mit ihrer bei der gleichen Art konstanten Größe und Zahl, mit ihrer genauen Ähnlichkeit mit den Augen vieler Arthropoden, und mit dem Bestreben vieler der genannten Thiere, den Theil ihres Körpers, der diese Punkte trägt, dem Licht auszusetzen. GRUITHUISEN lässt die Augenpunkte aus einer kleinen Menge schwarzen Pigmentes bestehen, das in das empfindliche Parenchym eingebettet ist. Dagegen will TREVIRANUS sie nicht als Augen anerkennen.

Gruithuisen's citirte Angabe über den Bau dieser Organe dürfte der erste Versuch einer anatomischen Analyse sein, freilich kein glücklicher. Mehr neuerdings hat Vejdovský (1884) dieselben, allerdings nicht auf Schnitten, untersucht, und erkennt an ihnen außer dem Pigmentfleck meist einen lichtbrechenden Körper, über dessen wechselnde Beschaffenheit bei den verschiedenen Arten er Angaben macht; er führt ferner aus, dass sie auf den Epiblast beschränkt sind und nur aus einer, höchstens aus zwei Zellen bestehen. Ihre Verbindung mit dem Gehirn ist ungemein schwierig nachzuweisen. Vejdovský's Annahme jedoch, dass sie von den nervösen Elementen der lateralen Ganglienstränge versorgt seien — was er in einem Falle, bei *Slavina appendiculata*, durch Beobachtung bekräftigen zu können glaubt — ist desshalb hinfällig, weil jene »Ganglienstränge« nicht die Rolle spielen, die Vejdovský ihnen zuschrieb, sondern nichts Anderes sind als die neben einander liegenden, den Kern enthaltenden Plasmasäcke der Ringmuskelzellen, wie ich früher (1894) nachgewiesen habe und was seitdem vielfach bestätigt wurde. — Die zutreffendste Beschreibung stammt von Carrière (1885), der die Sehorgane von *Nais* auf Schnitten untersuchte. Er unterscheidet an ihnen zwei Arten von Zellen: 1) eine Anzahl kleiner, kugelförmiger, in der Peripherie blauschwarz pigmentirter Zellen, welche zusammen die Form einer länglich viereckigen, sehr flachen, senkrecht gestellten Schale bilden, so dass man bei der Ansicht von oben nur die Kante, bezw. den optischen Querschnitt derselben sieht: diese hält er für die lichtempfindenden Zellen. Dazu kommen 2) einige wenige große, klare, stark bikonvex gewölbte Zellen mit großem runden Kern, welche vor jenen liegen; sie sollen den dioptrischen Theil des Auges bilden.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf *Stylaria lacustris* L. (= *Nais proboscidea* Müll.). — Von verschieden konservirten Exemplaren bewährten sich wiederum am besten die mit Sublimat-Eisessig behandelten; die Färbung geschah nach Heidenhain's Eisenhämatoxylinmethode, welche mir ermöglichte Dinge zu erkennen, die mir in den einfach mit Karmin oder Hämatoxylin gefärbten Präparaten verborgen geblieben waren.

Das Sehorgan von *Stylaria* liegt, wie es Vejdovský angiebt, ganz in der Epidermis, ohne dass dieselbe an dieser Stelle eine Verdickung aufwiese; auch die Cuticula zieht unverändert über die Stelle hinweg und zeigt nur eine schwache Einziehung, wie auch auf Carrière's Abbildung zu sehen ist. Ein solches Organ besteht aus fünf bis sechs großen, unpigmentirten Zellen und einer größeren Anzahl von Pigmentzellen. Die ersteren — wir wollen sie gleich, entgegen der Deutung CARRIÈRE's, als Sehzellen bezeichnen, wofür die Begründung erst weiter unten gegeben werden kann — stehen über einander in fast senkrechter Richtung, so dass auf Vertikalschnitten durch das Thier, sowohl sagittalen (Fig. 2) wie queren (Fig. 3), alle diese Zellen getroffen werden, auf horizontalen jedoch jedes Mal nur eine (Fig. 1). Die Pigmentzellen bilden um das Packet der Sehzellen auf der caudalen und proximalen Seite eine Hülle, lassen also dem Licht von der rostralen und distalen Seite her Zutritt zu diesen. Sie sind, mit Ausnahme des Kernes, ganz von Pigmentkörnern erfüllt. Die caudaler gelegenen gleichen den benachbarten Epidermiszellen in Gestalt und Größe (Fig. 1) und reichen bis an die Cuticula heran; die weiter rostral stehenden sind kürzer, und stoßen mit ihren distalen Enden an die Sehzellen. Die Kerne der Pigmentzellen liegen theils in der Höhe der Kerne der Epidermis- und Sehzellen (Fig. 2 *pzk*), theils weiter proximal (Fig. 1). Der Grund, wesshalb CARRIÈRE diese pigmentirten Zellen für lichtrecipirende Zellen ansah, liegt offenbar hauptsächlich in ihrer flächenhaften Anordnung hinter den großen hellen Zellen; es ist das in Übereinstimmung mit seiner Deutung des Clepsine-Ocells, die schon längst als unhaltbar erkannt ist. Jedoch konnte ich weder Nervenfasern noch stäbchenartige Bildungen oder dergleichen an ihnen erkennen, und außerdem sprechen meine Befunde an den großen hellen Zellen gegen eine solche Auffassung.

Diese letzteren, die Sehzellen, übertreffen die indifferenten Zellen der Epidermis bedeutend an Größe. Die Cuticula berühren sie nur an einer ganz beschränkten Stelle; von vorn und hinten biegen sich dem entsprechend die Epidermis- bezw. Pigmentzellen über sie her (Figg. 1 und 3). Der Kern dieser Zellen liegt etwa in gleicher Höhe wie bei den Epidermiszellen; er ist größer als bei jenen und im Ganzen dick linsenförmig, wie ein Vergleich der drei senkrecht zu einander geführten Durchschnitte Figg. 1—3 *szk* zeigt; wie die Kerne der Epidermiszellen hat er ein deutliches Kernkörperchen. Jede der Zellen zieht sich an ihrer basalen (proximalen) Seite in eine Faser aus (Fig. 1 *nf*), die ich zwar in der Basis der Epidermis nur auf eine kurze Strecke verfolgen kann, die ich aber doch für eine Nervenfaser halte. Das ist ein Grund, diese Zellen im Gegensatz zu CARRIÈRE für Sehzellen zu erklären. In der Nähe des Ocells sehe ich jederseits von dem Schlundkonnektive aus ein Nervenbündelchen in die Körperwand eintreten: dieses dürfte der Sehnerv sein.

In dem Plasma der Sehzellen bemerken wir noch einige Differenzirungen: caudal und distal vom Kern, also gegen die Pigmentwand und Cuticula, liegt regelmäßig ein länglich ovaler, wohlumgrenzter Körper (Figg. 1 und 2 *ph*) von geringerer Färbbarkeit als das übrige Plasma. Ich kann diese Bildungen nur in Vergleich stellen mit den ähnlich gestalteten Gebilden in den muthmaßlichen Sehzellen der Lumbriciden (*I*), welche ich dort als Binnenkörper bezeichnet habe; ich bringe den neuen Ausdruck Phaosom dafür in Vorschlag, über den ich weiter unten mich noch näher auszusprechen habe. Es ist jedenfalls nicht unwichtig, dass das Phaosom der Pigmentwand nahe anliegt, also ähnlich orientirt ist wie die lichtrecipirenden Endorgane, die Stiftchensäume, in den invertirten Pigmentbecherocellen der Turbellarien. Durch diese Lage wird die optische Isolirung des Gebildes vollkommener.

Auf der anderen (rostralen) Seite des Kernes finden wir eine Anzahl heller Vacuolen, in denen sich kein färbbarer Inhalt erkennen lässt (Figg. 1 und 2 *v*); sie sind von einander und von der Zelloberfläche nur durch dünne Plasmahäutchen getrennt. In ihrer Gestalt wechseln sie mannigfach, und ihre Ausbildung ist bei den verschiedenen Zellen nicht gleich. Es sind dies offenbar die hellen, stark lichtbrechenden Theile der Sehzellen, die man bei Betrachtung des unverletzten Thieres aus der Pigmentschale herausschauen sieht und welche VEJDOVSKÝ als »Glaskörper« bezeichnet; die wechselnde Ausbildung, die wir bei ihnen treffen, stimmt auch zu dem, was VEJDOVSKÝ von dem »Glaskörper« angiebt. Ich glaube, dass die Deutung als lichtbrechendes Gebilde wohl richtig ist, und ich würde nicht zögern den Namen »Glaskörper« dafür zu wählen, wenn ich nicht fürchtete, die Verwirrung, die an diese gar zu oft gebrauchte Bezeichnung anknüpft, nur noch zu mehren; bezeichnen wir sie also einfach als accessorische Vacuolen. Es ist allerdings etwas Ungewöhnliches, dass die Sehzellen zugleich die Ausbildung eines lichtbrechenden Körpers übernehmen; aber es ist eine solche Leistung nicht unverträglich mit der übrigen Funktion einer solchen Zelle; gar wohl ließe sich denken, dass bei den Sehzellen der invertirten Pigmentbecherocellen bei Plathelminthen, die ja durch ihre starke Lichtbrechung die Beobachter zur Deutung als Linsen verführten, der aus dem Pigmentbecher hervorragende Theil der Sehzellen eine solche Nebenfunktion hätte. BEER (1901) hat ebenfalls diese Möglichkeit schon in Erwägung gezogen und meint, es »wäre daran zu denken, dass« in den Photirzellen »durch die etwaige accidentelle Kollektivwirkung für Strahlen aus einem minder stark brechenden Medium solche auf die zuhinterst liegenden, vielleicht zunächst lichtumsetzenden Theile« der Zelle »koncentrirt werden könnten.«

Damit, dass wir in den Sehzellen dieses Organs, das wegen seiner Lage, seiner Pigmentirung und der Konstanz seines Vorkommens von den meisten Forschern als Sehorgan angesehen wird, Phaosomen auffinden, die an jene in den vermuthlichen Sehzellen der Lumbriciden erinnern, haben wir wiederum eine Stütze gefunden für meine Annahme, dass diese sonderbaren Zellen bei den Regenwürmern lichtrecipirend sind, eine Stütze, die um so werthvoller ist, als bei der Verwandtschaft der Naideen mit den Lumbriciden eine ähnliche Ausbildung der lichtrecipirenden Zellen in beiden Familien ohnedies mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zu erwarten war. Das Fehlen der lichtbrechenden Vacuolen in den fraglichen Zellen der Lumbriciden berührt die Vergleichbarkeit eben so wenig wie das Fehlen des Pigments.

Früher (III) habe ich mich bei der Diskussion der Bedeutung jener muthmaßlichen Sehzellen bei den Lumbriciden auf deren Ähnlichkeit mit den Sehzellen der Hirudineen berufen, indem ich das Gebilde, welches ich früher als Binnenkörper bezeichnete und jetzt Phaosom nenne, mit einer ähnlichen Bildung in diesen Sehzellen verglich. Ich möchte jetzt diese Vergleichung nicht mehr ohne Weiteres gelten lassen. Die Untersuchungen Prenant's (1900) legen die Annahme nahe, dass die Radiärzone Apáthy's, welche den Glaskörper oder die Vacuole der Hirudineensehzellen auskleidet, doch vielleicht eine größere Bedeutung hat, als ihr bisher zugewiesen wurde. Schon Apáthy (1897) erwähnt, dass diese Zone aus radiären »Stäbchen« besteht, zwischen denen sich eine feine Körnelung befinde, und dass sie mit der Wand der Vacuole im Zusammenhang bleibe, auch wenn der übrige Inhalt sich durch Schrumpfung von derselben abhebe. Prenant giebt nun an, dass die Zone nach außen von einer Reihe feiner, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbter Körperchen begrenzt wird, deren jedes zu einem »Stäbchen« gehört; er hält daher die »Stäbchen« für Cilien, jene Körperchen für Basalkörperchen und glaubt, dass hier ein intracellulärer, die Vacuole auskleidender Flimmersaum vorhanden sei. Mit Rücksicht auf die Funktion der Retinazellen vermuthet er in den Cilien sensible Organe. Ich möchte hier daran anknüpfen, dass in zahlreichen Stiftchensäumen von Sehzellen (Heteropoden, Arthropoden) sich an der Basis jedes Stiftchens eine basalkörperartige Bildung findet — als Basalknöpfchen habe ich sie bezeichnet (VI, VII) — und dass man desshalb nicht auf bewegliche Cilien mit sensibler Nebenfunktion, sondern direkt auf sensible Organe, auf Stiftchen, schließen könnte, die hier einen intracellulären Stiftchensaum in einer »Stiftchensaumvacuole« bilden, eine Auffassung, die auch Th. Beer brieflich mir gegenüber geäußert hat. Bei einer solchen Deutung würden sich die Sehzellen der Hirudineen ungezwungen denen der Plathelminthen mit ihrem oberflächlichen Stiftchensaum anschließen lassen. Es wären dann auch die seltsamen Formen der gestreckten, verästelten oder durch wandständige Vorsprünge unvollkommen in Abtheilungen gesonderten Vacuolen, wie sie bei *Pontobdella*, *Branchellion* und *Piscicola* vorkommen, unserem Verständnis näher gerückt: der Erfolg aller dieser Gestalten ist eine Oberflächenvergrößerung der Vacuole, und damit eine Vermehrung der Zahl der Stiftchen, die in ihr Platz finden; damit würde vielleicht eine Erhöhung der Reizbarkeit eintreten, wie ja das Gleiche wahrscheinlich durch die oberflächliche Falten- und Fortsatzbildung an den Sehzellen von *Polyophthalmus* und *Armandia* (V, p. 484 f.) bewirkt wird. Von der Verbreitung der Stiftchen bei allen von mir (III) untersuchten Hirudineen habe ich mich durch Revision meiner Präparate überzeugt, und eben so finde ich nach neugefertigten Präparaten von *Hirudo* die Angaben Prenant's sehr wahrscheinlich.

Wenn ich trotzdem diese Auffassung der Radiärzone Apáthy's als Stiftchensaum nicht ohne Vorbehalt gebe, so geschieht das desshalb, weil bisher eine Verbindung der Stiftchen mit Neurofibrillen nicht nachgewiesen ist. Durch Apáthy's glänzende Untersuchungen ist ja bekannt, dass die Vacuole von einem Neurofibrillengitter umgeben ist; aber Apáthy erwähnt und zeichnet kein Bild, welches darauf hindeuten könne, dass hier eine solche Verbindung bestehe. Das ist bei der großen Deutlichkeit der Neurofibrillen in Apáthy's Präparaten allerdings ein schwer wiegender Einwand gegen unsere Deutung; aber auf der anderen Seite haben wir keine sichere Gewähr, dass die Imprägnation der Neurofibrillen dort eine vollständige ist, und wir möchten daher nicht ohne Weiteres auf eine Auffassung verzichten, durch welche so Mancherlei erklärt wird. Unter Vorbehalt also spreche ich die Vermuthung aus, dass in den Sehzellen der Hirudineen innere Stiftchensäume an der Peripherie einer »Stiftchensaumvacuole« vorhanden sind.

B. Die Sehorgane von Spadella hexaptera.

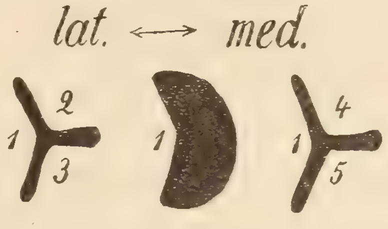
Die Anwesenheit von Sehorganen (Augenpunkten) bei den Chätognathen ist zwar schon lange bekannt. Aber nur selten sind dieselben zum Gegenstand genauerer Untersuchungen gemacht worden; wir finden ausführliche Angaben über sie nur in den monographischen Bearbeitungen dieser Thiergruppe durch Oskar Hertwig (1880) und durch Grassi (1883).

Hertwig giebt von dem Gebilde folgende Beschreibung: »Das zusammengesetzte Auge der Chätognathen stellt eine Kugel dar und besteht aus drei in einen central gelegenen Pigmentkörper eingebetteten bikonvexen Linsen, von denen eine jede an ihrer äußeren freien Fläche von einer epithelartig ausgebreiteten Schicht feiner cylindrischer Sehzellen, einer Retina, bedeckt wird. Das Epithel zerfällt in eine Stäbchen- und eine Körnerschicht, welche gegen einander scharf abgegrenzt sind, und von welchen die Stäbchen mit ihren peripheren Enden an die Linsenoberfläche anstoßen. Wegen der verschiedenen Lage der drei Linsen schauen die Stäbchenenden nach sehr verschiedenen Richtungen, zum Theil sogar nach der unteren Fläche des kugeligen Auges, an welcher der Sehnerv eintritt und sich ausbreitet. Das Auge ist vollständig in die Epidermis eingeschlossen und wird auch nach außen von einer Schicht abgeplatteter Epidermiszellen überzogen.« Nach dieser Schilderung hätte das Sehorgan hier einen Aufbau, wie wir ihn sonst bei solchen Organen nie treffen, und wir könnten uns von seiner Funktionsweise kaum eine Vorstellung machen: ein Sehorgan, bei dem in der Richtung des einfallenden Lichtstrahls erst die Retina und dann erst die Linse kommt, bei dem die Linse in Pigment eingebettet liegt, die Retina aber den Lichtstrahlen allerseits ausgesetzt ist! — Grassi's Untersuchung bringt zwar einige Fortschritte; aber auch er kommt noch zu keinem klaren Verständnis des Aufbaus. Seine Untersuchungsergebnisse fasst er in folgender Weise zusammen (p. 70): »Das Auge besteht aus drei Retinulae mit nach außen gerichteter Konvexität: sie sind gleichsam drei Segmente einer unregelmäßigen Kugel. Jede Retinula besteht (von außen nach innen) aus einer Lage von (wahrscheinlich Stütz-) Zellen, aus einer zweiten Lage von Sinneszellen, die auf einer Seite mit den Opticusfasern verbunden sind, auf der anderen Seite mit den Stäbchen (»coni-bastoncini«). Diese bilden die dritte Lage der Retinula; auf sie folgt eine vierte, wo die Stäbchen mit einander verschmelzen, endlich eine letzte, die pigmentirt ist. Eine Kapsel umfasst die Retinulae, drei Zwischenwände trennen sie in der Mitte. — Das Auge ist ein zusammengesetztes eigener Art. Das Pigment lässt sich mit der Chorioidea des Vertebratenauges vergleichen, wegen seiner Beziehungen zu den Stäbchen. Das periphere Ende der Stäbchen ist nach innen gekehrt wie bei den Vertebraten; die Retinulae sind jedoch konvex, wie bei den Arthropoden. Die Physiologie des Chätognathenauges muss eine ganz besondere sein, obgleich ich nicht sehe, ob sich J. Müller's Theorie für die zusammengesetzten Augen hier anwenden lässt.« Auch diese Schwierigkeiten in der funktionellen Auffassung des Organs beruhen auf der unrichtigen Deutung der Theile, wie wir sehen werden.

Ich untersuchte das Sehorgan bei *Spadella hexaptera*, dem großen Chätognathen des Mittelmeeres. Das Material, das theils in Sublimat-

Eisessig, theils in schwacher Flemming'scher Lösung, theils in Formol konservirt war, stammt von Messina; ich verdanke es der Liebenswürdigkeit der Herren Dr. Th. Pintner und Dr. K. C. Schneider in Wien, denen ich dafür sehr verbunden bin. Lebendes Material von *Spadella bipunctata* konnte ich in Neapel untersuchen.

Jedes der beiden Sehorgane bildet in seiner Gesammtheit einen Körper von der Gestalt einer dorsoventral zusammengedrückten Kugel: der Sehnerv tritt von der rostralen Seite her an das Gebilde heran. Das Ganze ist von einer dünnen, aus flachgedrückten Zellen gebildeten Kapsel locker umgeben, deren Kerne in Fig. 4 deutlich erkennbar sind. Nach außen wird es nur durch die dünne, einschichtige Epidermis überzogen. In der Mitte dieser Masse liegt eine Pigmentbildung, die man dadurch entstanden denken kann, dass sich fünf Pigmentbecher (nicht drei, wie Hertwig und Grassi annehmen) mit ihren konvexen Seiten eng an einander gelegt haben und mit einander verschmolzen sind. Diese Pigmentbecher sind derart angeordnet, dass der größte von ihnen nach der lateralen, die vier kleineren aber nach der medianen Seite ihre Öffnung wenden, so dass also auf einer Querschnittserie durch den Kopf des Thieres die Anordnungen der Pigmentwände so auf einander folgen, wie es in der beigedruckten Textfig. 1 schematisch dargestellt ist. Der laterale Pigmentbecher (*1*) übertrifft also jeden der vier medialen (*2—5*) bedeutend an Größe.



Textfig. 1.

Zu jedem der fünf Pigmentbecher gehört ein Bündel von Sehzellen, welches den Raum zwischen ihm und der Kapsel fast ganz ausfüllt. Das der Pigmentwand abgekehrte Ende dieser Sehzellen verlängert sich offenbar in eine Nervenfaser, die in den Sehnerven eintritt. An Schnittpräparaten konnte ich zwar nie eine solche bis in den Sehnerven verfolgen, wohl aber konnte ich hier beobachten, wie die Zellen sich zu einer Faser verdünnen (Fig. 4 *b* unten). An einer frischen *Spadella bipunctata* aber konnte ich, wenigstens für die dem Sehnerven zunächst gelegenen Zellen dies zweifellos feststellen (Fig. 5).

Der Kern der Sehzelle liegt nahe ihrem äußeren Ende und erschien in meinen Präparaten stets sehr schwach gefärbt; der langgestreckten Gestalt der Zellen entsprechend ist er etwas in die Länge gezogen. Nach innen vom Kern, gegen den Pigmentbecher zu, verschmälern sich die Zellen und neigen sich zusammen bis zu einer Grenzfläche, welche die Öffnung des Pigmentbechers überwölbt, ihre Konvexität nach außen kehrend. Hier geht jede Zelle in ein stäbchenartiges, dunkel färbbares, im lebenden Thiere stark lichtbrechendes Gebilde über, und diese Stäbchen zusammen füllen den Pigmentbecher völlig aus (Fig. 4*a*), ohne aber dabei ihre Individualität zu verlieren und zu verschmelzen, wie GRASSI meint. Die Gesammtheit dieser Stäbchen ist das, was HERTWIG als Linse anspricht.

Die Sehzelle enthält in ihrem stäbchentragenden Ende im engen Anschluss an das Stäbchen eine eigenartige Bildung, die an manchen Stellen durch eine schmale ungefärbte Zone (vielleicht einen künstlichen Riss?) von dem Stäbchen getrennt erscheint; dies Gebilde hat die Gestalt bald einer langgezogenen Glocke oder eines Spitzgeschosses, bald eines schlanken Kegels, liegt mit ihrer Basis, die genau so groß ist wie die des Stäbchens, diesem an und kehrt ihr spitzes Ende gegen den Zellkern. Gerade dieses zugespitzte Ende ist für Farbstoffe empfänglicher als der übrige Theil dieses Körpers, fast eben so sehr wie das Stäbchen. Ich möchte die Bildung als Knauf des Stäbchens bezeichnen (Fig. 4 *kn*). Im lebenden Thier fällt derselbe durch seine starke Lichtbrechung auf und ist, da er aus dem Pigmentbecher herausragt, auch am unverletzten Objekt deutlich zu sehen (Fig. 5 *kn*). An die Spitze des Knaufs setzt sich eine feine Fibrille an, welche in der Längsrichtung der Zelle sich eine Strecke weit verfolgen lässt, und die in einiger Entfernung von ihrem Ansatz eine knöpfchenartige Verdickung trägt, ein Verhalten, das sehr an die Basalknöpfchen unterhalb der Stiftchen in den Stiftchensäumen (VII, p. 462) erinnert. Wenn eine Zelle quergeschnitten ist, so erscheint die Fibrille als scharfer dunkler Punkt auf dem Querschnitt (z. B. Fig. 4*b* links). Man kann solche Punkte nicht selten an Zellquerschnitten von ganz geringer Fläche sehen, von denen man annehmen muss, dass sie nach außen vom Kern geführt sind (Fig. 4*a* links): es wäre demnach wahrscheinlich auch die Fibrille in der Zelle bis über den Kern hinaus vorhanden.

Meine Deutung dieser Verhältnisse ist nun folgende: die Fibrille halte ich für eine Neurofibrille, welche in der Zelle entlang läuft und sich in die anschließende Nervenfaser fortsetzt. Nahe dem freien Ende der Zelle jedoch verdickt sie sich zu einem Knöpfchen, und erweitert sich nach einer kurzen Strecke zu dem kegel- oder glockenförmigen Stäbchenknauf. Der letztere setzt sich dann über die Zelle hinaus als Stäbchen fort. Das Stäbchen sowohl wie sein Knauf sind nur umgewandelte, gleichsam aufgequollene Theile der Neurofibrille, und dokumentiren ihre Zugehörigkeit zu ihr durch den ununterbrochenen Zusammenhang mit derselben. Wie diese Verdickung zu Stande kommt, ob sie wirklich homogen ist, wie sie in meinen Präparaten erscheint, oder ob die Elementarfibrillen, welche die Neurofibrille zusammensetzen, hier aus einander weichen und die Masse der sie verbindenden Kittsubstanz zunimmt, darüber kann ich keine Auskunft geben. Im Übrigen steht so bedeutende Anschwellung einer Neurofibrille nicht vereinzelt: bei *Eunice viridis*, dem Palolowurm, habe ich (V, p. 459 und Fig. 19) in den Sehzellen der segmentalen Ocellen ähnliche außerordentlich verdickte Neurofibrillen nachgewiesen. In dem Stäbchen selbst muss gegenüber dem Knauf noch eine besondere stoffliche Veränderung stattgefunden haben, wodurch die starke Färbbarkeit begründet ist.

In dem lateralen Pigmentbecher verhalten sich die mittleren Sehzellen des Bündels etwas anders als ihre Nachbarn; es setzt sich nämlich das wenig färbbare Ende des Knaufes stielartig weit in die Tiefe des Pigmentbechers fort und geht erst hier in das dunkler färbbare Stäbchen über; dabei sind diese Stäbchen von dem mittleren Bündel der Stiele seitlich abgebogen, wie die Blumenköpfe bei einem hochgewundenen Strauß; ein Blick auf Fig. 4*b* macht dies Verhalten deutlich.

Es ist also das Sehorgan von *Spadella* eine Vereinigung von fünf invertirten Pigmentbecherocellen. Die in dem Pigmentbecher steckenden Theile der Sehzellen, die ich Stäbchen nannte, halte ich für die eigentlichen lichtrecipirenden Elemente. Dafür spricht außer ihrem Zusammenhang mit einer als Neurofibrille zu deutenden feinen Faser auch der Vergleich mit anderen Becherocellen, wo ebenfalls die lichtrecipirenden Enden der Sehzellen der Wand des Pigmentbechers zugekehrt liegen. Der physiologischen Auffassung bieten sich nun keine Schwierigkeiten mehr; die Funktion ist die gleiche wie bei den Ocellen der Planarien: eine Bildreception findet nicht statt, wohl aber werden außer quantitativen auch Richtungsverschiedenheiten der reizenden Lichtstrahlen signalisirt.

Was die früheren Untersucher betrifft, so hat Hertwig die Gesammtheit der Stäbchen für eine Linse, die übrigen Theile der Sehzellen für die Retina gehalten; die glocken- oder kegelförmigen Knäufe, welche schon beim frischen Auge durch ihre starke Lichtbrechung deutlich sichtbar sind (vgl. Fig. 5), hielt er offenbar für Stäbchen, welche ja an die Linsenoberfläche anstoßen sollen. Grassi dagegen scheint die kernhaltigen Theile der Sehzellen und die

Stäbchenknäufe für zwei gesonderte Zelllagen anzusehen, indem er bei den letzteren wohl den dunkler färbbaren äußeren Theil für den Kern, den dem Stäbchen benachbarten helleren Theil für das Stäbchen hielt; schräge Schnitte können eine solche Verwechselung noch befördert haben.

Bei anderen Chätognathen scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Die Präparate, welche ich von *Sagitta bipunctata* besitze, lassen sich durchaus in gleicher Weise deuten; nur konnte ich hier bei der Kleinheit des Objekts die Einzelheiten nicht erkennen.

C. Einiges über Gastropodenaugen.

Außer bei dem Arthropodenauge ist wohl kaum bei einem Sehorgan eine so große Unklarheit und so andauernder Widerstreit der Meinungen über die Bewerthung der einzelnen Bestandtheile der Retina zu finden, wie beim Auge der Gastropoden. Seitdem LEYDIG (1865) nachgewiesen hat, dass die Retina bei diesen Organen ein einschichtiges Epithel sei, und damit die Annahme mehrerer Schichten, wie äußere und innere Retina und Chorioidea aus der Welt geschafft ist, haben sich zahlreiche Forscher mit der Frage beschäftigt, welchen Zellen der Retina die Funktion der Lichtreception zukomme, und noch ist es keinem gelungen, seiner Ansicht allgemeine Anerkennung zu verschaffen — und wie mir scheint, hat keiner bisher das Rechte getroffen, weil alle von einer ganz unbegründeten Voraussetzung ausgegangen sind. Doch ehe ich auf die Erörterung der Streitfragen eingehe, will ich meine eigenen Ergebnisse darlegen, weil die Kritik der fremden Ansichten damit auf eine wesentlich klarere Grundlage gestellt wird.

Zur Untersuchung kamen die Sehorgane von *Patella* sp., *Haliotis tuberculata* L., *Turbo rugosus* L., *Murex brandaris* L. — *Helix pomatia* L., *Arion empiricorum* Fér. — *Pleurobranchus membranaceus* Mtros. und *Gastropteron meckelii* Kosse. Das marine Material war theils von mir selbst in Neapel in Sublimat-Eisessig konservirt, theils wurde es mir von der dortigen Zoologischen Station in der genannten Weise konservirt und zugesandt. Die Pulmonatenaugen konservirte ich theils eben so, theils in Sublimatalkohol und in FLEMMING'scher Lösung, welch letztere mir bei diesem schwierigen Material sehr gute Dienste leistete. An einer Anzahl von Präparaten, die ich schon vor einigen Jahren angefertigt hatte, überzeugte ich mich, dass PERENYI'sche Flüssigkeit und Pikrinschwefelsäure keine geeigneten

Fixirungsmittel für meine Zwecke seien. — Die Färbung geschah hauptsächlich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

Die Augen der beiden untersuchten Opisthobranchier mögen hier zuerst abgehandelt werden, weil in ihnen die recipirenden Elemente eine Beschaffenheit haben, die man wohl als primitive bezeichnen könnte. Ich beginne mit *Pleurobranchus membranaceus*; über die äußere Gestalt des Auges dieser Thiere und seinen Aufbau finden wir zuverlässige Angaben in den Untersuchungen von Willem (1892), der in seiner Fig. 10 auch eine gute Abbildung des Auges giebt. Willem theilt auch schon mit, dass die Zahl der Retinazellen hier nur etwa acht bis zehn betrage, die jede ein breites, flaches Stäbchen tragen. Bei einer Zählung der Zellkerne in einer lückenlosen Schnittreihe des Auges fand ich ebenfalls zehn Zellen; von diesen trägt aber nicht jede ein Stäbchen, sondern nur bei sieben konnte ich ein solches finden, den drei andern fehlte es. Eben so konnte ich bei einem anderen Auge die austretenden Nervenfasern zählen; diese verlaufen nämlich alle innerhalb der Basalmembran des Auges bis an eine Stelle, wo diese Membran durchbrochen ist und die Nervenfasern gemeinsam austreten (Fig. 6): es ergab sich die Zahl sechs oder sieben, was gut zu der vorigen Zählung stimmt, es käme dann eben nur auf die stäbchentragenden Zellen je eine Nervenfaser, auf die andern keine — aber bei der Schwierigkeit, welche die Zählung immerhin hat, kann ich dem Resultat keine unbedingte Beweiskraft zusprechen. Alle diese Zellen enthalten an ihrer dem Augeninnern zugewandten Seite dichtes körniges Pigment, über welches in den stäbchentragenden Zellen die Stäbchen herausragen.

Die Stäbchen sind nun nicht etwa homogene cuticulare Säume, sondern zeigen einen deutlich fibrillären Bau. Die Fibrillen verlaufen parallel und stehen annähernd senkrecht zu der Zellgrenze, bis zu welcher das Pigment reicht, so dass die Gesammtheit der Fibrillen der Zelle aufsitzt wie die Borsten einer Bürste. Dass wir es hier mit einem Stiftchensaum zu thun haben, kann ich nur vermuthen; denn den Zusammenhang dieser Fibrillenenden mit Neurofibrillen, die im Zellplasma verlaufen, konnte ich nicht nachweisen; das Pigment der Zellen ist nämlich so widerstandsfähig, dass es selbst mit der Jander'schen Chromsalpetersäure bei mehrthätiger Einwirkung auf Schnitte von 5 μ Dicke sich nicht zum Verschwinden bringen ließ. Dagegen kann man in den Zellen vielfach zahlreiche feine Fibrillen erkennen, welche zwischen den Granulationen des Zellplasmas deutlich wahrnehmbar sind, und auch die Nervenfasern, welche aus dem

Auge austreten (Fig. 6), zeigen sich aus zahlreichen dicht an einander liegenden Neurofibrillen zusammengesetzt.

Auch bei *Gastropteron meckelii*, von dessen Auge ebenfalls Willem eine treffende Beschreibung gegeben hat, auf die ich für die morphologischen Daten verweise, finden wir einzelnen Zellen der Retina ein Stäbchen aufsitzend. Die Stäbchenzellen sind hier pigmentfrei und viel schlanker als bei *Pleurobranchus*; zwischen ihnen stehen, sie trennend, pigmentirte Zellen (Fig. 7). — Willem zeichnet deren zwei zwischen je zwei Stäbchenzellen, ich sah nur eine; doch das sind belanglose Unterschiede. Die Stäbchen haben die Form eines abgestutzten Kegels, der seine Basis dem Augeninnern zukehrt. Sie sind auch hier nicht homogen, sondern enthalten eine Menge von Fasern, die gegen den Ansatz des Stäbchens an der Zelle konvergiren und, wie mir scheint, in die Zelle eintreten. Ich konnte sie darin aber nicht weiter verfolgen: die Kleinheit der Elemente einmal ist dem Erkennen hinderlich; dann aber wird der Erhaltungszustand dadurch beeinträchtigt, dass die über dem tiefliegenden Auge befindliche Gewebsmasse das Eindringen des Konservirungsmittels verzögert. Die Zellen erscheinen in der Nähe des Stäbchens etwas verschmälert, so dass die Pigmentauskleidung des Augenhintergrundes nur von engen Lücken durchbrochen wird.

Dies Stäbchen bei *Gastropteron* möchte ich eben so wie dasjenige von *Pleurobranchus* als Stiftchensaum auffassen. Das Vorkommen von Stiftchensäumen an den Sehzellen ist bei den Gastropoden nicht auf die Gruppe der Opisthobranchier beschränkt; auch bei den Heteropoden finden wir in den Nebensehzellen ganz ausgesprochene Stiftchensäume, und die »Plättchensätze« an den Sehzellen der Retina sind bei diesen Thieren ebenfalls umgewandelte Stiftchensäume (vgl. VI, p. 415 ff.).

Bei den Grubenocellen von *Patella* finden wir in der Retina zweierlei Zellen, welche schon von früheren Untersuchern in ihrer Verschiedenheit erkannnt wurden. Ebenfalls schon früher wurde erkannt, dass wir auch hier eine Stäbchenlage haben — eine solche wird zwar von Carrière (1885) nicht angegeben, der sie aber auch bei anderen Gastropoden vermisst, und eben so wird sie neuerdings von Schreiner (1896) geleugnet. Gute Präparate aber zeigen, dass die Sehgruben von *Patella* ausgekleidet sind von einer dunkel färbbaren Masse (*dm*), welche eine Schichtung parallel zur Oberfläche der Retina zeigt und mit der Cuticula der benachbarten Epidermis kontinuirlich zusammenhängt, sie aber an Dicke nicht unbedeutend übertrifft.

Zwischen dieser Deckschicht und der Oberfläche des retinalen Epithels liegt noch eine Schicht, deren Gliederung jedoch senkrecht zur Epitheloberfläche steht (Fig. 8): es sind dünne, pinselförmige Faserbündel, die jedes einer Zelle aufsitzen und sich gegen die erwähnte Deckschicht auffasern; hier und da dringen sie in die letztere eine Strecke weit ein, ohne jedoch sich mit ihr zu verbinden, vielmehr ragen sie in Lücken dieser Schicht hinein. Wir müssen sie für Stäbchen halten, eine Auffassung, die zwar zu den früher verbreiteten Anschauungen von der Natur eines Stäbchens wenig stimmt, die jedoch nach unseren neueren Erfahrungen z. B. an *Siphonostoma* (V, p. 496 f.) nichts Sonderbares mehr hat und die ich sogleich näher begründen werde. Die mit ihnen zusammenhängenden Zellen wären demnach die Sehzellen. Man kann nämlich von jedem solchen Fibrillenbündel in die anstoßende Zelle eine dicke Faser eintreten sehen (Fig. 8), welche durch die ganze Länge der Zelle zu verfolgen ist. Wie nun schon CARRIÈRE (1885) dargethan hat, entspringt von der Sehgrube bei *Patella* kein einheitlicher Sehnerv, sondern es treten einzelne dünne Nervenbündel durch die Basalmembran hindurch in das umgebende Gewebe und vereinigen sich erst in einiger Entfernung von der Retina — die gegentheilige Angabe von HILGER (1885) beruht wohl darauf, dass er ein solches Bündel für den gesammten Sehnerv angesehen hat. An Stellen nun, wo ein solches Nervenbündel austritt, sieht man die Fortsätze der als Sehzellen bezeichneten Zellen durch eine Lücke der Basalmembran austreten und kann sie ein Stück weit verfolgen, eben so wie die Fibrille in ihnen. Die Zellen gehen also in Nervenfasern über, die sie durchsetzende Fibrille darf man daher als Neurofibrille auffassen, und der als Stäbchen bezeichnete Fibrillenpinsel wäre nichts als die Auffaserung einer Neurofibrille in die sie zusammensetzenden dünneren Fibrillen, vielleicht in die Elementarfibrillen APÁTHY's. Ein Schnitt, ein wenig schräg zur Oberfläche der Retina geführt (Fig. 9; die Schnittrichtung zeigt der Pfeil an Fig. 8) zeigt neben einander (links) die polygonalen Querschnitte durch die Sehzellen mit der einheitlichen dicken Fibrille als Punkt in der Mitte, und (rechts) die Querschnitte durch die Fibrillenpinsel in verschiedenen Höhen als immer lockerer werdende Punkthaufen, bis er schließlich durch die Deckschicht geht.

Die Sehzellen (Fig. 8) sind sehr schlanke Zellen mit länglichem Kern, der ein wenig unter der halben Höhe der Zellen liegt. Sie enthalten in ihren distalen Theilen reichlich körniges Pigment, das in den Querschnitten auf Fig. 9 mit Rücksicht auf die Übersichtlichkeit des Bildes nicht angegeben ist. Dazwischen liegen unpigmentirte Zellen mit stattlicherem Zellleib und basal gelegenem großen Kern; wir können sie als indifferente oder Stützzellen bezeichnen, denen offenbar die Ausscheidung der cuticulaähnlichen Deckschicht zuzuschreiben ist. Gegen die Oberfläche des Epithels verschmälern sie sich sehr, und ihr distales Ende ist desshalb an den Schnitten meist durch die pigmentirten Enden der benachbarten Sehzellen verdeckt: auf diese Weise entstehen nur ganz unbedeutende Lücken in der Pigmentauskleidung der Sehgrube. An manchen Stellen der Retina sind die indifferenten Zellen ziemlich häufig (Fig. 8), an anderen spärlicher; stets aber ist ihre Zahl geringer als die der Sehzellen.

Bei *Haliotis* scheint mir das Verhalten der Retinazellen eben so zu sein wie bei *Patella*; jedoch stehen die Zellen hier sehr dicht gedrängt und sind sehr schlank, so dass ich nicht alle Einzelheiten genau erkennen konnte. Vor Allem aber scheint die Beschaffenheit der Stäbchen ganz derjenigen bei *Patella* zu gleichen.

Außerordentlich deutlich liegen die Verhältnisse bei *Turbo rugosus*. Auch hier finden wir Stäbchenbildungen, welche, wie bei *Patella*, sich als Fibrillenpinsel darstellen, und in der Verlängerung derselben kann man eine dicke Neurofibrille in die Sehzelle hinein verfolgen (Fig. 10). Die Sehzellen aber sind hier pigmentfrei; ihre distalen Enden sind auf ein Drittel der Zelllänge sehr schlank; unterhalb der halben Höhe des Epithels schwellen sie spindelförmig an und enthalten einen großen ovalen Kern; weiter proximal verjüngen sie sich wieder bis zur Dünne einer Faser, und ich vermuthe nach Analogie, dass sie hier in eine Nervenfaser übergehen, doch konnte ich das nicht mit Sicherheit erkennen. Zwischen diesen Sehzellen stehen indifferente Zellen, deren Gestalt die Ergänzung bildet zu derjenigen der vorigen, so dass sie die Lücken zwischen ihnen ganz ausfüllen: sie haben breite, distale Enden, die ganz von Pigment erfüllt sind; zwischen den kernhaltigen, angeschwollenen Mitteltheilen der Sehzellen sind sie schmal, um sich basal wieder ein wenig zu verbreitern und dort den schlanken, walzenförmigen Kern zu umfassen, der im Gegensatz zu dem Kern der Sehzellen mit chromatischer Substanz dicht angefüllt ist und sich dunkel färbt. Von dem distalen Ende jeder dieser indifferenten Zellen sieht man einen Strang mäßig gefärbter Substanz ausgehen und sich mit dem Glaskörper des Auges vereinigen: der Strang besteht offenbar aus der gleichen Substanz wie der Glaskörper und ist als Sekretstrang aufzufassen, die Zellen als zugehörige secernirende Zellen. Pigmentirte Sekretzellen, die doch ein farbloses Sekret liefern, sind durchaus nichts Ungewöhnliches; ich erinnere nur an die Limitanszellen im Auge der Heteropoden.

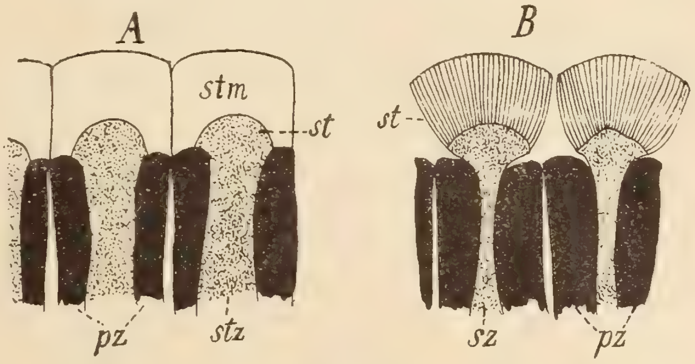
Diese Deutungen werden zur Gewissheit bei Durchmusterung von Flächenschnitten durch die Retina; in Fig. 11 *a—d* sind vier Theile solcher Schnitte abgebildet, die in verschiedener Höhe geführt sind. Der Schnitt *a* geht etwa durch die Mitte der Stäbchen, die Stäbchenquerschnitte selbst sind aus einzelnen Fibrillenquerschnitten zusammengesetzt, und sind umrahmt von den Querschnitten der netzförmig zusammenhängenden Sekretstränge. Das äußerste Ende der Stäbchenzellen ist in *b* getroffen; die Zellen sind hier etwas erweitert, in ihrer Mitte liegt der punktförmige Querschnitt der sie durchziehenden Neurofibrille, die man auch auf den viel kleineren Querschnitten weiter basal (*c*) erkennt. Der Schnitt *d* schließlich geht dicht über der Kernregion der Sehzellen durch die Retina; die Sehzellen haben sich wieder erweitert, in ihnen ist die Neurofibrille sichtbar; rechts unten ist ein Kern getroffen, der weit distal liegt, ein deutlicher Beweis dafür, dass diese großen Kerne in der That zu den Sehzellen gehören.

Ein entsprechendes Bild, wie wir es von *Turbo* kennen lernten, bietet uns die Retina von *Murex brandaris*. Ich begnüge mich, hier einen etwas schrägen Flächenschnitt (Fig. 12) durch die Stäbchen und die Retinazellen zu geben, etwa entsprechend dem Schnitt, der in Fig. 9 von *Patella* dargestellt ist. Ganz rechts sehen wir das Netzwerk der Sekretbalken, in dessen Lücken die Stäbchenquerschnitte sichtbar sind; dann kommen, entsprechend diesen Lücken, helle Flächen in einer dunkel pigmentirten Umgebung: die ersteren sind Querschnitte durch die Enden der Sehzellen, letztere wird von den Enden der indifferenten oder Sekretzellen gebildet. Es geht nun aus der Betrachtung des Schnittes mit Deutlichkeit hervor, dass hier auch in den Sehzellen weiter unten Pigment enthalten ist; nur dadurch, dass die Pigmentvertheilung in ihnen etwas von derjenigen der indifferenten Zellen abweicht, sind sie so deutlich zwischen diesen nachweisbar. Da die Sehzellen hier eben so wie die Sekretzellen pigmentirt sind, also keine hellen Lücken in der Pigmentzone des Auges bilden, so ist im Gegensatz zu *Turbo* hier eine Verschmälerung der Sehzellenden unnöthig. Gerade die Pigmentirung beider Zellarten bewirkt, dass die Querschnittsbilder der Retina weit weniger übersichtlich sind als die Flachschnitte; desshalb verzichte ich auf die Wiedergabe eines solchen.

Bei den Augen der Pulmonaten liegen die Verhältnisse weniger klar als bei den Prosobranchiern und Opisthobranchiern; sie aber waren zumeist der Ausgangspunkt für die Untersuchung der Gastropodenaugen, und so ist es begreiflich, wesshalb man so lange irre ging, und schließlich ist die Verwirrung so groß geworden, dass es schwer hielt, unbefangen an diesen Gegenstand heranzugehen. Die Schwierigkeit liegt darin, dass die Stäbchen hier nicht leicht in gutem Zustande sich konserviren lassen, und weiter darin, dass sich nur auf dünnen Schnitten ihre Zugehörigkeit zu den Zellen mit Sicherheit entscheiden lässt. Ich habe viele Serien ohne Erfolg untersucht; erst die Verwendung von Material, das mit FLEMMING'scher Lösung fixirt war, brachte mir einwandsfreie Bilder, und als ich hier die Zusammenhänge erkannt, konnte ich mich auch an sorgfältig behandelten Sublimatpräparaten zurecht finden. In ersteren sticht bei *Helix* die hellbraun gefärbte Stäbchenschicht gegen die dunkelgrünbraune Linse so scharf ab, dass man nicht, wie CARRIÈRE, auf den Gedanken kommen kann, man habe es in ihr mit einem Theil der einheitlichen Füllmasse, des »Gallertkörpers«, zu thun. Flächenschnitte durch die Retina zeigen deutlich, dass diese zwischen Linse und Pigmentgrenze eingeschaltete Schicht nicht zusammenhängend und gleichmäßig ist, sondern dass sie in einzelne Bezirke zerfällt, die sich an Chromosmiumpräparaten durch die Dunkelfärbung ihrer centraleren Theile auf das deutlichste unterscheiden lassen, aber je nach dem Erhaltungszustande des Objektes bald mehr (Fig. 13) bald weniger durch eine hellere, vielfach vacuolisirte Masse verbunden erscheinen; entsprechende Schnitte von Sublimatpräparaten zeigen eine vollkommenere Trennung dieser Bezirke durch leere Zwischenräume. An dem Rande solcher Flächenschnitte, wo wegen der schalenförmigen Wölbung der Retina die Retinazellen getroffen sind, sieht man diese Bezirke mit den unpigmentirten Zellen der Retina zusammenhängen: jeder dieser Bezirke ist der Querschnitt durch ein Stäbchen, und diese Stäbchen gehören zu den unpigmentirten Retinazellen.

Auf Querschnitten durch die Retina sieht man diese Auffassung vollauf bestätigt (Figg. 14 und 15): hier erscheinen die Stäbchen in ähnlicher Weise wie bei *Gastropteron* als abgestutzte Kegel, die ihre Basis der Linse zukehren. Die Sehzellen — denn so müssen wir die unpigmentirten Zellen wegen ihres Zusammenhanges mit den Stäbchen bezeichnen — sind in ihrer distalen Hälfte, wo sie zwischen den pigmentirten Enden der zwischen ihnen stehenden Zellen durchtreten, sehr verschmälert; an ihrem Ende dagegen verbreitern sie sich und erheben sich mehr oder weniger über das Ende der umgebenden pigmentirten Zellen; in den Figg. 14—16 sind die Formen solcher Verbreiterungen zu sehen. Dieses Zellende trägt nun das Stäbchen und zwar sieht man sowohl an Chromosmium- (Figg. 14 und 16 *a*), wie an Sublimatmaterial (Figg. 15 und 16 *b*), dass das Stäbchen aus zahlreichen feinen, vom Ende der Sehzelle aus divergirenden Fibrillen besteht; zwischen diesen ist vielleicht noch eine Kittsubstanz vorhanden, wie ich wegen der schwarzen Körnchen vermuthe, die man nach Osmiumbehandlung dort findet. An den osmirten Präparaten kann man jene Fibrillen zuweilen ein kleines Stück weit in die Zelle verfolgen, dort aber nicht weiter erkennen. Nach Analogie darf ich aber wohl, trotz der Unvollkommenheit der Beobachtung auf einen echten Stiftchensaum schließen und die Fibrillen des Saumes als Neurofibrillenenden auffassen.

Hiernach lässt sich Hilger's Anschauung erklären, der bei *Helix* am Ende der unpigmentirten Zellen ein Stäbchen, und um dieses herum einen von den pigmentirten Zellen abgeschiedenen Stäbchenmantel erkennen will. Wie die Vergleichung der nebenstehenden Textfiguren zeigt, von denen die eine (*A*) nach Hilger kopirt ist, die andere (*B*) meinen Befund darstellt, ist Hilger's Stäbchen das, was ich als Endverbreiterung der Sehzelle erkläre, und sein Stäbchenmantel entspricht meinem Stäbchen. Ich muss nun nach meinen Präparaten ganz entschieden in Abrede stellen, dass dies Stäbchen, Hilger's Stäbchenmantel, irgendwo mit den Pigmentzellen in Verbindung steht; man sieht an Präparaten jeder Konservirung die Enden der Pigmentzellen völlig frei. Wie Hilger's Ergebnisse an Macerationspräparaten zu erklären sind, wo er Theile des Stäbchenmantels mit Pigmentzellen in Verbindung sah (seine Fig. 26), steht dahin. Fig. 27, für die Hilger keine Herkunft angiebt, stammt, nach der schlanken Form des Stäbchens zu urtheilen, wohl von einem Prosobranchier, wo wir ja von den indifferenten Zellen Sekretstränge zum Glaskörper ausgehen sahen (z. B. Fig. 10 von *Turbo*). Die durch die Untersuchung von *Helix* gewonnene Anschauungsweise hat Hilger dann auf die Prosobranchier übertragen.



Textfig. 2.
Die freien Enden der Sehzellen von *Helix*. *A* nach Hilger's, *B* nach meiner Darstellung. *pz*, Pigmentzelle; *st*, Stäbchen; *stm*, Stäbchenmantel; *stz*, Stäbchenzelle; *sz*, Sehzelle.

In ihrem proximalen Theile verbreitern sich die Sehzellen und enthalten etwa in der Mitte ihrer Höhe oder noch weiter basal den großen, runden oder ovalen Kern. An einem mit Flemming'scher

Lösung konservirten Präparat konnte ich die Form der Sehzellen sehr deutlich erkennen (Fig. 17), dadurch, dass deren Plasma sich dunkler gefärbt hatte, die dazwischen stehenden indifferenten Zellen aber hell geblieben waren und auch bei der Färbung keinen Farbstoff aufnahmen. Es zeigt sich hier deutlich, dass der dicke Zellkörper sich mehrfach in Fortsätze (*r*) auszieht, die an die Radiculae der Sehzellen bei den Heteropoden (GRENACHER 1886) erinnern. An einzelnen Zellen konnte ich einen dieser Fortsätze (*nf*) weiter gegen den Ansatz des Sehnerven verfolgen; das Gleiche konnte ich an der in Fig. 15 abgebildeten Sehzelle aus einem Sublimatpräparat erkennen. Nach alle dem, wegen des Besitzes von Stäbchen und des Zusammenhangs mit einer Nervenfaser, glaube ich diese Zellen mit Recht als Sehzellen bezeichnet zu haben.

Die zwischen den Sehzellen stehenden indifferenten Zellen sind in ihrer distalen Hälfte von Pigmentkörnchen erfüllt; ihr Kern, der viel schlanker ist als derjenige der Sehzellen, liegt meist sehr weit basal. Mit den Stäbchen haben sie keinen Zusammenhang. Ich vermuthe, dass sie, zusammen mit den inneren Corneazellen, das Material abscheiden, aus dem sich die Linse aufbaut. Außerdem finden sich aber innerhalb der Augenblase bei *Helix* auch Spuren eines »Glaskörpers«, die an osmirten Präparaten als flachgedrückte Gerinnsel zwischen der Linse und den Stäbchenenden liegen und vielleicht auch Veranlassung geben zu den brückenförmigen Verbindungen der Stäbchen unter einander (Fig. 13), an Sublimatpräparaten aber, wo die Linse ziemlich stark geschrumpft ist, als ausgedehntere Gerinnselmasse in dem Schrumpfungsraum zwischen Linse und Retina sich finden. Auch dies dürften wohl Absonderungen der erwähnten Zellen sein. Von einem Zusammenhang mit Nervenfasern habe ich bei den indifferenten Zellen nichts bemerken können, und wenn mir ein solcher auch nach den Schnittbildern unwahrscheinlich vorkommt, so kann ich doch nicht bestimmt versichern, dass er fehlt. Wenn ich vermuthe, dass er nicht vorhanden sei, so thue ich dies aus Analogiegründen: es existiren bei sehr vielen epithelialen Sehorganen in der Retina neben den Sehzellen noch indifferente Zellen, von denen jedoch nirgends eine Verbindung mit Nervenfasern bekannt ist; es wäre höchst sonderbar, wenn hier eine solche vorhanden sein sollte. Da es bisher noch nicht gelungen ist, diese Zellen durch Chromsilberimprägnation oder mit Methylenblau gesondert darzustellen, kann man darüber nichts Bestimmtes angeben. Jedenfalls dürften die durch Maceration erhaltenen Einzelzellen HILGER's nicht das beweisen, was er annimmt, nämlich dass die Fasern am proximalen Ende dieser Zellen Nervenfasern sind.

Die Verhältnisse, die wir in den Retinae der verschiedenen Gastropoden, die Heteropoden eingerechnet, finden, lassen sich leicht unter einheitliche Gesichtspunkte bringen: wir haben überall zweierlei Zellen, nämlich erstens solche, welche Stäbchen tragen und in Nervenfasern übergehen, die Sehzellen, und zweitens indifferente Zellen, denen weder Stäbchen noch Nervenfasern zukommen und durch deren Thätigkeit die das Innere der Augenblase erfüllenden Sekretionsprodukte, das Emplem mit Grenacher's Ausdruck, abgeschieden werden (Sekretzellen). Die Stäbchen sind stets freie Enden von Neurofibrillen, welche die Zelle durchziehen und in die Nervenfaser eintreten, und zwar sind diese Fibrillenenden entweder in großer Zahl als Stiftchensäume an verhältnismäßig wenigen, aber entsprechend umfangreichen Sehzellen angebracht, so bei einer Anzahl von Opisthobranchiern, den Heteropoden und *Helix* (vielleicht allen Pulmonaten), oder sie bilden schmächtige Neurofibrillenpinsel, wenn die Sehzellen zahlreich und schlank sind. Es leuchtet ohne Weiteres ein, dass ein durchgreifender Unterschied zwischen den Stiftchensäumen und Neurofibrillenpinseln nicht existirt; sie sind nur graduell verschieden. Ich möchte nun glauben, dass der Zustand, wo die Neurofibrillen auf wenige Sehzellen vertheilt und daher um so reichlicher in ihnen enthalten sind, der primitivere ist; der andere Zustand bedeutet eine größere Arbeitstheilung und ist desshalb wohl als fortgeschrittener zu deuten. Desshalb kann ich Willem nicht beistimmen, welcher wegen der geringen Zahl von Sehzellen die Opisthobranchieraugen als rückgebildet ansieht; denn die eigentlich recipirenden Elemente, die Neurofibrillen, sind in ihnen vielleicht annähernd so reichlich vorhanden wie in viel differenzirteren verwandten Sehorganen. Im Gegentheil möchte ich glauben, dass die Sehzellen des Urgastropoden Stiftchensäume trugen, ein Verhalten, das bei Pulmonaten, Heteropoden und Opisthobranchiern erhalten blieb, bei Prosobranchiern dagegen durch Vertheilung der verfügbaren Nervensubstanz, wenn man so sagen darf, auf eine größere Anzahl Zellen abgeändert wurde und in den jetzigen Zustand überging.

Zum Pigment verhalten sich die Sehzellen und indifferenten (Sekret-) Zellen in den verschiedenen Retinae sehr wechselnd. Es können nur die Sehzellen pigmentirt sein, den Sekretzellen aber das Pigment fehlen: so bei *Patella* und *Haliotis*. Oder nur die indifferenten Zellen sind pigmentirt, die Sehzellen dagegen pigmentfrei: das ist der Fall bei *Gastro-*

pteron, *Helix*, *Arion* und *Turbo*, oder aber beide Arten von Zellen enthalten Pigment: so bei *Pleurobranchus* und *Murex*[1]. Für die Pigmentvertheilung kommen eben morphologische Gesichtspunkte nicht in Betracht: maßgebend ist nur die Erreichung eines genügenden Pigmentschutzes: bei der Größe der Retinazellen im Auge von *Pleurobranchus* würde eine erhebliche Störung der optischen Isolirung eintreten, wenn eine der beiden Zellarten pigmentfrei bliebe; bei *Patella* übertrifft die Zahl der pigmentirten Sehzellen die der pigmentfreien Sekretzellen, während bei *Helix* die Sehzellen in der Minderzahl und zugleich pigmentfrei sind, und die zahlreicheren Sekretzellen das Pigment enthalten. Zugleich werden die Lücken, welche durch Einschaltung pigmentloser Zellen zwischen die pigmentirten entstehen, dadurch verkleinert, dass jene in ihrem distalen Abschnitt sehr schmal sind, mögen sie nun Seh- oder Sekretzellen sein.

Der Grundirrtum aller bisherigen Untersucher war, dass die pigmentfreien Zellen in den verschiedenen Augen unter einander homolog seien, und eben so die pigmentirten, und ihr Streit drehte sich darum, ob die einen oder die anderen als Sehzellen aufzufassen seien. Da die Fragestellung von vorn herein falsch war, konnte natürlich eine befriedigende Antwort gar nicht gefunden werden. Für diese Frage wurden nun alle Lösungen gegeben: Carrière (1885) und mit ihm Grenacher (1886) hielten die pigmentirten Zellen für Sehzellen, die hellen für Sekretzellen, und suchten diese Auffassung zu stützen durch den Vergleich mit dem Integument der Schnecken, wo ebenfalls pigmentirte und unpigmentirte Zellen neben einander vorkommen, von denen die letzteren Drüsenzellen sind; dadurch ergiebt sich »ein so einfaches, übersichtliches und nach allen Richtungen befriedigendes Bild von dem Werden eines Sinnesorgans aus seinem Mutterboden, . . . wie wir es sonst in der Thierreihe so bald nicht wiederfinden dürften«. Aber die Grundlage des Vergleiches ist nicht richtig; denn die Sekretzellen der Retina sind keine Drüsenzellen; ihre Ausscheidungsthätigkeit ist im Grunde keine andere als diejenige einer Zelle, die einen Cuticularsaum bildet, wie ja gegebenen Falls (z. B. bei *Patella*, oder bei *Eunice* [V]) das Produkt ihrer

---

[1] Die vierte Möglichkeit, dass weder die Seh- noch die Sekretzellen Pigment enthalten, habe ich neuerdings ebenfalls nachweisen können, und zwar an den Nebenretinae von *Limax maximus* (vgl. Verhandlungen der Deutschen Zool. Ges., Vers. zu Gießen, 1902). Für den Nachweis der Natur des Stäbchens als Stiftchensaum ist *Limax* (konservirt in Sublimat-Alkohol) weit günstiger als *Helix*. Anm. bei der Korrektur.

Sekretionsthätigkeit kontinuirlich in die Körpercuticula übergeht. Der Vergleich mit den zweierlei Zellen der Cephalopoden-Retina, den GRENACHER weiter anführt, ist hinfällig, weil, wie inzwischen nachgewiesen ist, hier beide Zellarten Pigment enthalten. — SIMROTH (1876) dagegen hält die unpigmentirten Zellen für Sehzellen, und ihre freien, d. h. noch zwischen den Pigmentzellen gelegenen Enden für Stäbchen; die wirklichen Stäbchen kennt er nicht, er rechnet die betreffende Schicht zur Linse. HILGER und BÜTSCHLI halten ebenfalls die hellen Zellen für Sehzellen, aus dem plausiblen Grund, weil sie die Stäbchen tragen, möchten daneben aber auch den pigmentirten Zellen eine Fähigkeit der Lichtreception zuschreiben, weil sie an der Stäbchenbildung als Matrixzellen des Stäbchenmantels Antheil hätten, und weil ihre Enden mit Nervenfasern in Verbindung stünden — den ersten Grund habe ich oben als irrthümlich nachgewiesen, das Letztere halte ich für unbewiesen und zugleich unwahrscheinlich. Die Übertragung dieser Anschauungen von *Helix* auf die anderen Gastropoden ist ungerechtfertigt. PATTEN unterscheidet genau so wie die bisher Genannten scharf zwischen pigmentirten und nicht pigmentirten Zellen, obgleich er in der Kritik der HILGER'schen Auffassung selbst sagt: »the presence or absence of pigment is a factor altogether too uncertain to be, alone, of any value«; er hält beiderlei Zellen für fähig zur Lichtreception, meint aber, dass in den specialisirteren Augen die Tendenz bestehe, diese Funktion auf die farblosen Zellen zu lokalisiren. WILLEM wurde eigentlich durch seine Untersuchung der Augen von *Pleurobranchus* und *Gastropteron*, zweier verwandter Formen, von denen bei der einen die Sehzellen pigmentirt, bei der anderen pigmentlos sind, auf die richtige Lösung der Frage hingedrängt, nämlich dass Pigment in den Sehzellen, unbeschadet ihrer Funktion, sowohl vorhanden sein, wie auch fehlen kann; aber er ist so in dem Vorurtheil von der Gleichartigkeit der entsprechend gefärbten Zellen befangen, dass auch er PATTEN's Ausweg annimmt.

Das Beste, was über die Histologie der Netzhaut der Lungenschnecken geschrieben wurde, ist die Untersuchung BABUCHIN's, der speciell für *Helix* die Verhältnisse vortrefflich darstellt; er unterscheidet die pigmentfreien Zellen als Centralzellen, die sie umgebenden pigmentirten als Stäbchenzellen; die letzteren sollen axial einen hellen stark lichtbrechenden Faden haben, der vom Kern ausgeht. Das »Kapitäl« der Centralzelle, wie er unser Stäbchen bezeichnet, beschreibt er sehr zutreffend als sehr fein und regelmäßig radiär gestreift und giebt an, dass die zugehörige Zelle sich unmittelbar darunter trichterartig ausbreitet. Von *Limax*, dessen Augen ich leider nicht untersucht habe, schildert er die Stäbchen als dicht neben einander stehende cylindrische Gebilde von federförmigem Aussehen; sie zeigen einen cylindrischen, fein granulirten axialen Körper und einen diesen allseitig umgebenden feingestreiften blassen Saum; Flächenschnitte zeigen polygonale Felder mit runden Centraltheilen und gestreiftem Umkreis: es scheint also auch hier ein Stiftchensaum vorhanden zu sein, der eine zapfenartige Verlängerung der Sehzelle allseitig überzieht[1]. Unsere Fig. 16*b* zeigt, dass bei *Helix* Bildungen vorkommen, die man wohl als Übergang zu den bei *Limax* von BABUCHIN beschriebenen auffassen kann: von der Sehzelle geht eine verhältnismäßig hohe, kegelförmige Verlängerung aus, welche auf ihrer Oberfläche den Stiftchensaum trägt. Nicht auf der gleichen Höhe steht bei BABUCHIN die Deutung, wie folgender Satz zeigt: »Es ist nicht unmöglich, dass sie (die Stäbchenzellen) Analoga der Coni der Wirbelthiere darstellen, während andere Zellen als Bacilli aufzufassen sind.« — Von höchstem Interesse sind HENSEN's (1866) Befunde an der Retina von *Pteroceras*; er findet, dass die Stäbchen cylindrische Hüllen besitzen und im Innern Fasern enthalten — was an die Cephalopodenretina erinnern würde; nur erscheint es seltsam, dass ein Faserbündel mit mehreren Retinazellen zusammenhängen soll. — SIMROTH's Darstellung ist dadurch verfehlt, dass er die Stäbchenschicht der Linse zurechnet und desshalb das zwischen den pigmentirten Zellen stehende Ende der Sehzellen als Stäbchen auffasst, an dem er sogar MAX SCHULTZE's Plättchenstruktur findet. — Auf die Arbeit von HILGER habe ich oben schon wiederholt eingehen müssen und dabei meine Stellung zu derselben schon hinreichend aus einander gesetzt. Bezüglich der offenen Augen der Cyclobranchier will ich noch erwähnen, dass HILGER einen lichtbrechenden Apparat hier nicht finden konnte, doch nimmt er an, dass eine die Stäbchen deckende Masse bei seinem Material zerstört war. — PATTEN hat seinen Untersuchungen das Auge von *Haliotis* zu Grunde gelegt, das wegen der Feinheit seiner Elemente wenig geeignet erscheint. Von den pigmentirten Zellen, die hier nach meiner Auffassung Sehzellen sind, giebt er eine Abbildung, die auch den Neurofibrillenpinsel, das Stäbchen, treffend darstellt — dagegen sind die pigmentlosen Zellen, seine Retinophoren, in das Procrustesbett der Retinophoratheorie gezwängt, haben natürlich zwei Kerne, deren einer freilich in vielen Fällen so degenerirt ist, dass er sich der Beobachtung ganz entzieht, und sind von einer erstaunlichen Menge feinster Fibrillen umsponnen und überragt. — Auf WILLEM's Angaben über den Bau der Retina im Opisthobranchierauge wurde schon wiederholt Bezug genommen. — SCHREINER (1896) vermisst bei den Augen von *Patella* »jegliche Andeutung zu Stäbchen«. — Endlich haben die Vettern SARASIN von dem Auge von *Vaginula djiloloensis* Simr. eine Schilderung und Abbildung gegeben, welche mit meiner Darstellung vom Gastropodenauge gut harmonirt: von den zwischen den Pigmentzellen stehenden birnförmigen Sinneszellen erheben sich deutliche Stäbchen, welche, wie Flachschnitte zeigen, durch ein wabenartiges Gerüstwerk von einander getrennt sind. Die beigegebene Figur zeigt, dass dieses Gerüstwerk nicht etwa aus gesonderten Stäbchenmänteln besteht, die je ein Stäbchen umgeben; wir haben darin vielleicht Sekretmassen ähnlich wie bei *Turbo* (meine Figg. 10 und 11) zu sehen.

---

[1] Durch Untersuchung von *Limax*-Augen wurde mir dies inzwischen zur Gewissheit. Vgl. vorige Anmerkung. Anm. bei der Korrektur.

2. Allgemeines.

a. Die recipirenden Elemente in den Sehorganen.

Ein Vergleich der verschiedenartigen Sehorgane unter einander zeigt uns eine solche Fülle von Formen, dass es von vorn herein zweifelhaft sein könnte, ob sich denn überhaupt gemeinsame Eigenschaften, die ihnen allen zukommen, nachweisen lassen mit Ausnahme der ektodermalen Abstammung der recipirenden Zellen, die für einen Theil derselben durch Beobachtung sichergestellt, für andere allerdings nur aus theoretischen Gründen angenommen ist, und mit weiterer Ausnahme der Nervenversorgung. Aber beides kommt jedem Sinnesorgan zu, und es wären damit die Sehorgane gegenüber Tast-, Riech- und ähnlichen Organen nicht charakterisirt. Jedenfalls leuchtet beim Überblick über die Augenformen ein, dass eine Gemeinsamkeit keinenfalls in der gegenseitigen Anordnung der Zellelemente und ihrer Lage zum Körper der Thiere gesucht werden kann, sondern nur in der feineren Beschaffenheit der Elemente, in denen die Reception des Lichtes stattfindet.

Die nervösen recipirenden Elemente können morphologisch in drei verschiedenen Formen auftreten: Entweder haben wir Zellen vor uns, die mit der an sie herantretenden Nervenfaser zu einer Einheit, dem gleichen Neuron, gehören, oder mit anderen Worten bei denen die Nervenfaser ein Auswuchs der Zelle selbst ist: das sind primäre Sinneszellen. Oder es ist der reizaufnehmende, periphere Theil, eine freie, unverästelte oder verästelte Endigung einer Nervenfaser, deren zugehörige Nervenzelle weiter proximal liegt: wir nennen es freie Nervenendigung, und sehen darin einen abgeleiteten Zustand gegenüber der primären Sinneszelle, dadurch entstanden, dass der Zellkörper der letzteren in die Tiefe sank und dabei mit der Körperoberfläche in Verbindung blieb durch einen Nervenfortsatz, der gleichsam nur als das verschmälerte und gegebenen Falls verästelte periphere Ende der Zelle zu deuten wäre. Oder endlich können solche freie Nervenendigungen sekundär in Beziehung treten zu Zellen, welche keinen Nervenfortsatz haben, deren Nervenversorgung also zu einer fremden Einheit gehört: das sind sekundäre Sinneszellen.

Es ist nun durchaus nicht nothwendig, dass Receptionsorgane der gleichen Qualität sich auch in der morphologischen Beschaffenheit ihrer recipirenden Elemente gleichen; wir können sehr häufig sogar das Gegentheil nachweisen. Dem chemischen Sinne dienen bei den wirbellosen Thieren und im Geruchsorgan der Wirbelthiere primäre

Sinneszellen, im Geschmacksorgan der Wirbelthiere finden wir jedoch sekundäre Sinneszellen. Der Tangoreception dienen alle drei Formen von Endelementen: borstentragende primäre Sinneszellen, z. B. bei den Arthropoden, freie Nervenendigungen in der Epidermis vieler Wirbelloser und Wirbelthiere, und sekundäre Sinneszellen in den verschiedenen Arten von Tastkörperchen der Wirbelthiere. In den statischen Organen sind bei vielen Wirbellosen primäre Sinneszellen nachgewiesen, bei den Wirbelthieren dagegen sekundäre. Ähnlich wird es bei den Hörorganen sein, wenigstens ist anzunehmen, dass in den bisher noch ungenügend analysirten Hörorganen der Locustiden und Acridier primäre Sinneszellen vorhanden sind, während bei höheren Wirbelthieren in der Schnecke sekundäre Sinneszellen sich finden. Von den thermischen Receptoren haben wir keine ausreichende morphologische Kenntnis.

Anders ist es bei den Sehorganen: Was Grenacher (1879) schon vor Jahren aussprach, dass das gemeinsame Element der Sehorgane die »Retinazelle« sei, das besteht auch heute noch zu Recht, nachdem unsere Kenntnisse sowohl über die Nervenendigungen im Allgemeinen als auch über diese besonderen Organe mannigfache Erweiterungen erfahren haben. Wir wollen, dem Stande der histologischen Forschung entsprechend, es präcis dahin formuliren: die recipirenden Elemente der Sehorgane sind stets primäre Sinneszellen. Wir nennen sie nicht Retinazellen, sondern Sehzellen, wie weiter unten zu begründen sein wird. Es ist ja nicht ausgeschlossen, dass wir noch Fälle kennen lernen werden, wo die Lichtreception durch freie Nervenendigungen oder sekundäre Sinneszellen geschieht; es sind uns ja in sehr vielen Fällen, wo wir eine Reizung durch Lichteinwirkung (Belichtung oder Beschattung) sicher nachweisen können, wie bei den Muschelsiphonen oder der Chamäleonhaut, die morphologischen Grundlagen für die Reception noch unbekannt. Aber in allen Fällen, wo wir die recipirenden Elemente kennen, sind es primäre Sinneszellen, und damit wird es bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, wenn auch nicht sicher, dass auch in den noch unbekannten Fällen primäre Sinneszellen lichtrecipirend wirken.

Es nehmen also die Organe der Lichtreception allen anderen Receptionsorganen gegenüber (vielleicht mit Ausnahme der thermischen, die wir ungenügend kennen) eine Sonderstellung ein, eine Thatsache, die vielleicht in der besonderen Natur des photischen Reizes begründet liegt: es »steht der Lichtreiz den anderen Reizqualitäten in gewisser Weise eigenthümlich gegenüber in so fern, als man gefunden hat, dass nicht alle lebendige Substanz auf Lichtreiz reagirt, während chemische, mechanische, thermische und galvanische Reize auf alle lebendigen Substanzen Wirkungen hervorrufen« (Verworn, 1901, p. 415).

Gerade aus diesem Verhalten aber rechtfertigen sich noch weitere Fragen: wenn nicht alle lebendige Substanz auf Lichtreiz reagirt, so können wir in solchen Fällen, wo eine solche Reaktion stattfindet, besondere Vorrichtungen erwarten, welche die Reaktion ermöglichen. Diese könnten verschiedener Natur sein: wir können uns denken, dass die Wirkung des Lichtes eine indirekte ist, dass durch Zersetzung eines lichtunbeständigen Stoffes chemisch reizende Zersetzungsprodukte entstehen, welche auf die Sehzellen einwirken: solche Einwirkung hat man wohl bei dem Sehpurpur des Vertebratenauges vermuthet, der wenigstens in bestimmtem Maße am Zustandekommen der Reaktion auf Lichtreiz betheiligt sein wird — sicher ist er nicht dazu nothwendig — und auch aus der Haut lichtreizbarer Seeigel hat von Uexküll (1901) einen im Lichte zersetzbaren Stoff extrahirt. Auch die Thätigkeit des Chlorophylls, das unter Lichteinwirkung aus der Kohlensäure freien Sauerstoff abspaltet, könnte eine solche indirekte Lichtwirkung vermitteln. Aber gerade bei vielen chlorophyllhaltigen Flagellaten, die sich heliotaktisch nach den belichteten Stellen bewegen, sind bestimmte lichtrecipirende Organula, Ocelloide, vorhanden, welche chlorophyllfrei sind.

Es ist aber auch denkbar, dass der feinere Aufbau der lebendigen Substanz derart variirt sein kann, dass eine direkte Reizbarkeit durch Licht vorhanden wäre. Denn wenn das meiste Protoplasma gleichsam immun gegen das gewöhnliche Licht ist, so wird es doch durch besonders starkes und besonders beschaffenes Licht afficirt, wie die menschliche Haut durch längere Einwirkung starken elektrischen Bogenlichts, oder das Plasma vieler Protozoën durch Röntgenstrahlen. Die Neigung, welche vielfach in der Litteratur hervortritt, die Lichtreaktion der Organismen durch Annahme indirekter Lichtwirkung verständlich zu machen und sie auf chemische oder thermische Nebenwirkungen zurückzuführen, ist ganz unberechtigt. Direkte Lichtwirkung ist nicht unbegreiflicher und nicht begreiflicher wie direkte Wärmeeinwirkung — wir wissen über das Wesen keiner von beiden etwas. — Wie wir uns solche besonderen Strukturverhältnisse des Protoplasmas, welche es photischen Reizen zugänglich machen, denken können, darüber ist theoretisch wenig zu sagen. Wenn es aber gelingt, in allen, oder doch in einem großen Theile der Sehzellen Einrichtungen gleicher Beschaffenheit zu finden, die nach ihrer Anordnung an der Zelle aller

Wahrscheinlichkeit nach der Reception des Lichtreizes dienen, so können wir mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass gerade diese die gesuchte Beschaffenheit haben, dass sie also direkt auch durch schwächere Lichtreize afficirt werden können.

Solche Hilfsapparate, »in denen das objektive Licht den Anstoß zu einer Nervenerregung zu geben im Stande ist«, hat man auch immer wieder in den Zellen der Sehorgane gesucht. Die Meinungen darüber, welcher Art eigentlich die lichtrecipirenden Elementartheile seien, haben je nach dem Stande der Kenntnisse gewechselt, und in neuerer Zeit ist auf Grund der Entdeckungen über die feinsten Bestandtheile des Nervensystems, die unter Anwendung komplicirter histologischer Methoden und Dank der Vervollkommnung unserer optischen Instrumente gemacht sind, auch diese Frage in ein neues Stadium getreten.

Die früheste Auffassung war, dass der Sehnerv in dem Auge frei endige. JOH. MÜLLER z. B. fasste das Emplem der Nereis-Augen als papillenförmige Anschwellung des Sehnerven auf; das Wesen der Retina des Wirbelthierauges, die ja naturgemäß am häufigsten und eingehendsten untersucht wurde, sah man in der »Ausbreitung der Fasern des Sehnerven zu einer Fläche«, und die Stäbchen und Zapfen erklärte HENLE für freie Enden von Nervenfasern, denen sie im Bau außerordentlich ähnlich seien. LEYDIG sieht die »Nervenstäbe« der Arthropodenaugen als »besonders geartete Endabschnitte der Nervenfasern« an (Vom Bau des thier. Körpers, p. 98) und überträgt diese Deutung auch auf die Stäbchen der Wirbelthierretina, indem er sie für verwandt mit jenen erklärt. Die Augenflecken mancher Wirbellosen erscheinen nur als Pigmentanhäufungen auf den Nervencentren oder am Ende der Nerven. Auch MAX SCHULTZE ist der Ansicht, dass die geschichteten Säume in den Arthropodenaugen die Enden der Sehnerven seien; für die Stäbchen der Wirbelthiere stellt er die Alternative, dass sie entweder ganz aus Nervensubstanz bestehen, oder dass nur feine Nervenfasern im Innern oder auf der Oberfläche der Stäbchen verlaufen. Es ist somit eine weit verbreitete Anschauung, die von den größten Autoritäten gestützt wurde, dass das Licht in den Sehorganen direkt auf die Enden der Nervenfasern einwirkt.

Einen groß angelegten Versuch, unser Verständnis für das Zustandekommen der Nervenerregung durch optische Reize zu vertiefen, die Farbenwahrnehmung zu erklären und eine Gleichartigkeit im Bau für die verschiedenen recipirenden Elementartheile der Sehzellen in der Thierreihe nachzuweisen, hat MAX SCHULTZE (1867—69) unter der Mitarbeiterschaft von W. ZENKER (1867) unternommen. Er suchte anknüpfend an die lamellöse oder Plättchenstruktur der Stäbchen und Zapfen des Wirbelthierauges, einen ähnlichen Bau auch für andere Stäbchenbildungen nachzuweisen, und es gelang ihm dies mehr oder weniger vollständig und zutreffend für die »Sehstäbe« der Krebse und Insekten, und für die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. Nach den theoretischen Erwägungen, die W. Zenker an diesen Befund knüpft, sollen die komplicirten Vorgänge im Innern eines solchen aus vielen Plättchen geschichteten reflektirenden Stabes, welche unter bestimmten Voraussetzungen zur Entstehung stehender Wellen führen, Veranlassung geben zu einer bedeutenden Absorption von Licht in der Stäbchensubstanz selbst, welche Absorption, nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft, doch in letzter Instanz die nothwendige Vorbedingung zur Umwandlung von Lichtbewegung in Nervenbewegung sei. — Plättchenstrukturen, wie die von Max Schultze gefundenen, sind noch hier und da verzeichnet, z. B. von Simroth für die angeblichen Stäbchen der Pulmonatenretina (vgl. oben); im Allgemeinen aber hat dieser geniale Erklärungsversuch in Folge der Unzulänglichkeit seiner Grundlagen sein Ende gefunden.

Später tritt der ursprünglichen Annahme, dass die Stäbchen aus Nervensubstanz bestehen, eine andere gegenüber, welche die recipirenden Elementartheile bei den verschiedenen Gruppen der Thiere als Cuticularbildungen auffasst. Sie fußt hauptsächlich auf der Untersuchung wirbelloser Thiere. Ihr Hauptbegründer ist Hensen; in seiner hervorragenden Abhandlung über das Auge der Cephalopoden (1865), die weit mehr bringt als ihr Titel verspricht, folgert er aus den Verhältnissen bei *Nautilus* (wo die Stäbchenschicht der Retinazellen allmählich in die Cuticula des benachbarten Epithels übergeht), dass die Stäbchen cuticulare Bildungen sind, und er findet diese Anschauungsweise bei den übrigen Cephalopoden, sowie bei *Pecten* und den Heteropoden, später auch bei anderen Gastropoden (*Pteroceras*) bestätigt; auch bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Säugethierretina ist er »auf keinen Befund gestoßen, der die Möglichkeit, dass auch hier die Stäbchen zum Theil Cuticularbildungen seien, ausschlösse«. Den praktischen Werth dieses Nachweises für die Lehre von der Lichtempfindung sieht Hensen darin, dass man es in einer Cuticularbildung mit einer relativ einfachen Substanz zu thun hat, »in welcher nicht mehr die noch unklaren und komplicirten Lebenserscheinungen der Zellen in Rechnung zu ziehen sind«.

Nachdem auch W. Lange (1876) bei *Asteracanthion rubens* die cuticulare Beschaffenheit der Stäbchen betont hatte, waren es besonders die berühmten Untersuchungen GRENACHER's über das Sehorgan der Arthropoden und dessen Studien über Cephalopoden- und Heteropodenaugen, welche der Anschauungsweise HENSEN's eine kräftige Stütze gaben. Die Stäbchen treten, »so weit man sehen kann, überall als von besonderen Zellen nach Art der Cuticulae abhängige Bildungen« auf, so lehrt GRENACHER, und die Kontinuität zwischen dem Stäbchen und der Nervenfaser wird durch den Zellkörper des Retinaelements vermittelt, ist also eine indirekte. Natürlich will er damit die Stäbchen nicht den Cuticularbildungen des Integuments bei Arthropoden und anderen Evertebraten gleichstellen, noch ihre physiologische Bedeutung dadurch herabsetzen. Die Stäbchenmasse erleidet in Folge der Lichteinwirkung eine Zustandsveränderung, die durch die Zellsubstanz auf die Nervenfaser übertragen eine Veränderung des Zustands dieser letzteren in Gestalt eines Lichtreizes auslöst. Gerade bei der Betrachtung der Cephalopodenretina findet GRENACHER Gelegenheit, den Gegensatz der von ihm vertretenen Ansicht zu der Annahme direkter Reizung eines nervösen Bestandtheils, einer Nervenfaser, zu erörtern; die Thatsachen aber, so weit sie ihm bekannt waren, nöthigten ihn, die letztere abzulehnen.

So hat sich seitdem die Ansicht von der cuticularen Natur der Stäbchenbildungen mehr und mehr verbreitet und findet sich in vielen Einzelarbeiten, nicht durch besondere Gründe belegt, sondern einfach angenommen. Ja solchen Cuticularbildungen wurde von mancher Seite sogar noch allgemeinere Bedeutung zugewiesen, sie sollten für die Sinneszellen überhaupt charakteristich sein. So sagt REICHENBACH (1879) von den Zellen der Sinnesorgane im Allgemeinen: »An ihrem centralen Pol lässt sich eine Nervenfaser nachweisen, und an ihrem peripheren Ende tragen sie ein Ausscheideprodukt, ein sogenanntes Cuticulargebilde, das bald die Form von Stäbchen, Zäpfchen, Stiftchen besitzt, bald ein oder mehrere Härchen darstellt« — und er fügt hinzu: »offenbar spielen hierbei (bei Übertragung von Bewegungsvorgängen der Außenwelt auf die Nervensubstanz) die cuticularen Endgebilde eine hervorragende Rolle, denn wir finden sie bei den verschiedenen Sinnesorganen ganz verschieden ausgebildet und bei den gleichnamigen Sinnesorganen ganz verschiedener Thiere besitzen sie oft den gleichen Bau«.

In neuerer Zeit haben sich jedoch wiederum Stimmen gegen eine solche Auffassung erhoben, wenn auch bisher nur vereinzelt. Zunächst kommt zweifellos W. PATTEN (1886) das Verdienst zu, hier mit der Tradition gebrochen zu haben; er entdeckte in den Stäbchen mancher Wirbellosen (z. B. *Pecten*) Faserbildungen, die er als Nervenfäserchen ansprach und für die Lichtreception verantwortlich machte. Gar Manches, was er in dieser Weise beschrieben und abgebildet hat, konnte nach ihm Niemand wiederfinden, und es sprechen gewichtige Gründe dafür, dass er durch wenig gute Präparate getäuscht wurde; trotz aller scheinbaren Vorurtheilslosigkeit in schnell fertigen Theorien befangen, hat er seine Untersuchungen mehr extensiv als intensiv betrieben, und so ist das, was er richtig gesehen hat, mit vielem Unberechtigten vermischt. Ferner hat v. KENNEL (1891) sich gegen die Auffassung ausgesprochen, dass die lichtrecipirenden Elementartheile eine todte Substanz seien, und erklärt die Stäbchen im Arthropoden- wie im Vertebratenauge für protoplasmatische Theile der Zelle, für Sinneshaare wie Tast-, Geruchs- und Hörhaare, welche zu einseitig-physiologischer Funktion metamorphosirtes Plasma seien, gerade wie auch die Muskelsubstanz. Ihm schließt sich sein Schüler JOHANSEN (1893) an — beide haben allerdings kein beweisendes Material für ihren Standpunkt beigebracht. Anders PARKER, der bei Crustaceen (*Porcellio* und *Serolis* [1891], *Astacus* [1895]) feine Fibrillen von der Nervenfaser der Sehzelle bis in das Rhabdom hinein verfolgen konnte und daraus folgert, dass die Fäserchen im Rhabdom nervöse Gebilde, und zwar die distalen Enden der Fibrillen von Sehnervenfasern seien. Auch MILTZ (1899) schließt sich der gleichenAuffassung an. Ich selbst konnte in fast allen Abhandlungen der Untersuchungsreihe, zu der hiermit ein vorläufiger Abschluss vorliegt, als lichtrecipirende Elementartheile in den Sehzellen bei vielen Thieren ähnliche Fibrillen nachweisen, wie sie PARKER bei den Krebsen gefunden hat.

Damit ist also die Rückkehr zu der alten Anschauungsweise vor HENSEN vermittelt, dass es nervöse Bestandtheile sind, welche direkt in die stäbchenartigen und verwandte Bildungen eingehen, und dass diese nervösen Bestandtheile die eigentlich lichtrecipirenden Endigungen sind. Es ist nur natürlich, dass damit auch eine Anzahl älterer Beobachtungen, z. B. von HENSEN für *Pecten*, von GREEFF für die Alciopiden, wieder zu ihrem Recht kommen, und dass andere Verhältnisse, wie die von GRENACHER schon beobachtete Fibrille in den Stäbchen der Cephalopoden, ihre richtige Deutung erfahren. Die Grundlage aber für diese Fortschritte bieten uns die bahnbrechenden Untersuchungen APÁTHY's (1897), der in seiner glänzenden und durch ihre außerordentliche Sorgfalt überzeugenden Arbeit »Das leitende Element des Nervensystems« überall im Nervensystem, in den Nervenfasern wie den Zellen, fibrilläre Bildungen nachgewiesen und als leitende Bestandtheile gedeutet hat, die Neurofibrillen. Diese Neurofibrillen stellen sich dar als Primitivfibrillen, die ihrerseits zusammengesetzt gedacht werden aus feinsten einheitlichen Fäserchen, den Elementarfibrillen; bei Theilung der Primitivfibrillen liegt keine wahre Gabelung, sondern eine Spaltung in dünnere Elementarfibrillenbündel vor. In den Nervenfasern verlaufen die Primitivfibrillen in der Ein- oder Mehrzahl in der Längsrichtung der Fasern, in den Ganglienzellen und Sinneszellen verhalten sie sich wechselnd je nach der Art dieser Zellen: bald durchziehen sie dieselben einfach, bald bilden sie ein Gitterwerk um den Kern, oder mehrere Gitter, die wiederum mit einander in Verbindung stehen können.

Apáthy giebt an, dass er eine Endigung der Neurofibrillen nirgends mit Sicherheit konstatiren konnte, und ist desshalb der Ansicht, dass die leitenden Primitiv- oder Elementarfibrillen sowohl peripherisch als auch central ununterbrochen sind und in sich zurückkehren, etwa in der Weise, wie die im anatomischen Sinne arteriellen Blutbahnen durch Vermittelung des Kapillargefäßnetzes in die venösen Bahnen übergehen. Es scheint mir aber doch, dass in einzelnen Fällen er selbst nur mit künstlichen Annahmen diesen Standpunkt festhalten kann, so bei den Flimmerzellen des *Anodonta*-Darmes, wo nach seiner Zeichnung und Schilderung die Neurofibrillen in ein Endknöpfchen im Cuticularsaum übergehen: er greift hier zu der Auskunft, dass die Endknöpfchen wohl Umbiegungsstellen der zu ihnen führenden Fädchen in ein cuticulares Neurofibrillengitter sein könnten. Auch das Zwischenhärchen bei diesen Zellen scheint mit einer frei endigenden Neurofibrille in Zusammenhang zu stehen. Deutungen, welche das Aufrechterhalten der Theorie gestatten, sind ja stets möglich, und wenn ich im Folgenden viel von freien Neurofibrillenenden spreche, so könnte man stets die Annahme machen, dass dies anscheinend freie Ende nur eine Umbiegungsstelle, und dass die Neurofibrille doppelt sei, indem der rücklaufende Theil sich dem hinlaufenden dicht anlegt. Doch sind einstweilen periphere Zellen noch sehr wenig auf das Verhalten der Neurofibrillen in ihnen untersucht, und ich sehe noch keine Nöthigung ein, solch einen Ausweg einzuschlagen.

Neurofibrillen lassen sich nun auch in vielen Sehzellen nachweisen. Alle jene Bildungen, die man mit dem gemeinsamen Namen »Stäbchen« bezeichnet hat, enthalten solche Neurofibrillen, und zwar endigen diese nach den vorliegenden Beobachtungen frei in den Stäbchen; ihre Enden, an denen häufig, aber durchaus nicht immer eine besondere Umänderung sichtbar ist, müssen dann als lichtrecipirende Theile aufgefasst werden. Die Nothwendigkeit einer solchen Annahme leuchtet vor Allem in jenen Fällen ein, wo von den Sehzellen nichts als diese Neurofibrillenenden dem Licht zugänglich sind, z. B. in den Ommen des Komplexauges von *Periplaneta*, in den Augen von *Pleurobranchus* (vgl. oben) und zahlreichen anderen Fällen; wo aber, wie bei den invertirten Pigmentbecherocellen von *Planaria* u. a. die ganze Sehzelle dem Licht ausgesetzt ist, da ist die Lage jener

Endigungen derartig, dass ihre optische Isolirung eine möglichst wirksame ist: sie liegen dem Pigmentbecher dicht an. Ferner spricht sehr zu Gunsten dieser Annahme die Thatsache, dass diese Fibrillenenden in direkter Verbindung mit der leitenden Substanz der Nervenfasern stehen, so dass die in ihnen durch das Licht hervorgerufene Zustandsänderung ohne Zwischenglied auf den Nerven übergeht und zum Centralorgan geleitet wird.

Die besondere Beschaffenheit dieser Neurofibrillenenden macht sich äußerlich oft als besondere Verdickung geltend, in besonders auffälligem Maße bei *Spadella* (vgl. oben) und *Eunice viridis* (V, p. 459 ff.); nicht selten ist auch eine veränderte, meist erhöhte Färbbarkeit vorhanden, in anderen Fällen (Opisthobranchier, Pulmonaten, vgl. oben) kann diese auch fehlen. Aber auch da, wo wir derartige Veränderungen äußerlich nicht wahrnehmen können, müssen wir doch wohl solche annehmen. Denn die gleichen Neurofibrillen wie in den Stäbchen finden wir ja auch in den proximalen Theilen der Sehzellen und den Nervenfasern, und oft können, wie z. B. bei den durchsichtigen Alciopiden und Heteropoden, diese Zellabschnitte und Nervenfasern und die in ihnen enthaltenen leitenden Fibrillen vom Lichte getroffen werden: würde aber durch dieses Licht ein Reiz auf die Fibrillen ausgeübt, so würden damit die ganzen Einrichtungen für die Lichtsonderung im Auge völlig illusorisch gemacht, welche bewirken, dass dasselbe Neuron immer nur von Strahlen einer und derselben Einfallsrichtung gereizt werden kann, — denn die von den Stäbchen aus zu dem Nervencentrum geleiteten und dank jenen Einrichtungen für die einzelnen Neuren verschiedenen Reize würden durch eine solche zweite Reizung verwirrt und verwischt. Diese Gesichtspunkte sind von HENSEN (1866, p. 415) schon treffend hervorgehoben, und für die Retina der Wirbelthiere ist es ja oft ausgesprochen, dass eine direkte optische Reizung der ausgebreiteten Sehnervenfasern nicht stattfindet — hier liegen allerdings die Verhältnisse in so fern anders, als ja diese Fasern nicht direkt mit den Stäbchen und Zapfen zusammenhängen; dass die Neurofibrillen in ihnen doch mit denen im Neuroepithel der Retina identisch sind, wäre nach APÁTHY's Auffassung zu postuliren, bedarf aber noch des Nachweises. Vielleicht aber ist der Umstand, dass die Neurofibrillen da, wo sie lichtrecipirend sind, frei endigen, nicht ohne Zusammenhang mit dieser ihrer Fähigkeit: es wäre vielleicht nicht undenkbar, dass das freie Ende zugänglich ist für eine Einwirkung, welche die ununterbrochene Fibrille nicht afficiren kann?

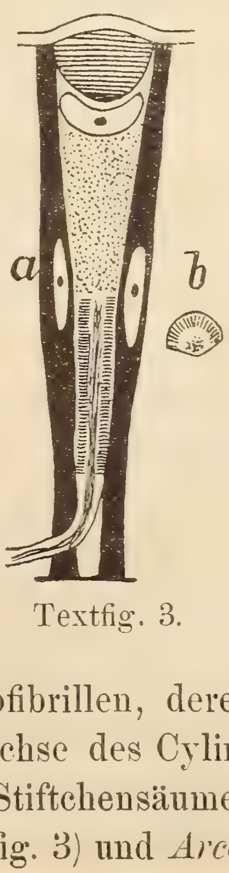
Solche freie Endigungen von Neurofibrillen sind aber nicht in allen

Zellen vorhanden, die wir als Sehzellen auffassen müssen. Bei einigen wenigen Thierformen geschieht die Lichtreception in anderer Weise. Als Beispiel führe ich die oben beschriebenen Sehorgane von *Stylaria lacustris* an. Hier sind (mit den von mir angewandten Mitteln) keine freien Neurofibrillenenden in den Sehzellen nachweisbar; dagegen ist für diese der Besitz einer besonderen, innerhalb des Zellplasmas gelegenen Bildung charakteristisch, die wohl in nothwendigem Zusammenhange mit der Lichtreception steht; wir nennen das Gebilde Phaosom, und werden uns unten näher damit zu beschäftigen haben.

Wir haben also in Bezug auf die Beschaffenheit der lichtrecipirenden Elementartheile zweierlei Sehzellen zu unterscheiden: einmal solche mit freien Neurofibrillenenden — und das ist die bei Weitem überwiegende Mehrzahl — und zweitens solche mit Phaosomen.

Unter den Sehzellen mit freien Neurofibrillenenden ergeben sich je nach der verschiedenen Anordnung der letzteren bestimmte Unterschiede, und man kann daher diese Anordnung zur Grundlage einer Eintheilung der Sehzellen machen. Entweder nämlich kommen einer Sehzelle eine große Anzahl von Neurofibrillen zu, deren meist verdickte Enden, senkrecht zur Zelloberfläche dicht neben einander stehend, einen Theil der letzteren als zusammenhängende Schicht überziehen; auf medianen Schnitten durch die Zelle erscheint diese Schicht dann als Saum, in welchem die einzelnen Fibrillenenden palissadenartig neben einander stehen; die Komponenten dieses Saumes habe ich (II) Stiftchen, und die gesammte Bildung Stiftchensaum genannt, und ich möchte diesen Namen beibehalten, obgleich ja die Bezeichnung Saum mehr für das Schnittbild als für die körperlich gedachte Zelle zutreffend ist. Ein jedes Stiftchen setzt sich naturgemäß in eine Neurofibrille fort, welche die Zelle durchzieht und in die Nervenfaser eingeht. Ich bin geneigt, diese Neurofibrillen wie sie zu den einzelnen Stiftchen treten, als Elementarfibrillen im Sinne Apáthy's aufzufassen, vor Allem aus dem Grunde, weil solche Endverdickungen wohl eher bei einer einheitlichen Fibrille, als bei einem Fibrillenbündel denkbar sind. Doch muss ich ohne Weiteres zugeben, dass dies lediglich eine subjektive Ansicht ist, und dass sie objektiv sich sehr schwer mit Gründen belegen ließe. — Im direkten Gegensatze dazu finden wir Sehzellen, die nur eine einzige Neurofibrille enthalten, welche dann die Zelle und das etwa zugehörige Stäbchen als »axiale Faser« durchzieht; an dieser Fibrille trifft man gewöhnlich das letzte Ende nicht als Stiftchen abgesetzt, aber auch sie nimmt häufig gegen ihr Ende an Umfang und Färbbarkeit zu. Schließlich kennen wir Übergangsbildungen, welche zwischen diesen beiden Extremen vermitteln.

Stiftchensäume kommen in außerordentlicher Verbreitung vor und zeigen verschiedene Modifikationen. Ihrer Lage nach befinden sie sich sehr häufig an dem Ende der Zelle, welches dem Ansatz der Nervenfaser gegenüber liegt. Nicht selten aber sind sie seitlich an der Zelle angebracht, besonders bei sehr lang gestreckten Sehzellen, und zwar vor Allem bei denen der Arthropoden. Man könnte sich ja vorstellen, dass diese Lage nur eine Modifikation der vorigen wäre, indem sich das freie, den Stiftchensaum tragende Ende der Zelle verschoben, gleichsam übergeneigt hat, wie das z. B. WATASE für die Sehzellen in den Ommen des Arthropodenkomplexauges anzunehmen geneigt ist (seine Figuren sind in KORSCHELT und HEIDER, Entwicklungsgeschichte, spec. Th. p. 896 zum Theil reproducirt). Dass dies aber nicht überall der Fall ist, zeigen Beispiele, wo die Stiftchensäume an zwei gegenüber liegenden Seiten einer Zelle angebracht sind, wie bei der Spinne *Steatoda* (VII, p. 444). Auch kommt es öfters vor, dass das Ende der Zelle vom Stiftchensaum ringförmig umgeben wird, so wahrscheinlich in den Ocellen von *Scolopendra*, sicher in der Stemmata von *Helophilus* und den Hauptaugen von *Steatoda*. Ja zuweilen finden wir den Stiftchensaum ganz in der Nähe des Nervenansatzes gelegen: der Eindruck, der in diesem Fall entsteht, ist dadurch ein ganz veränderter, dass der Stiftchensaum sich jetzt zwischen den Zellkörper und die Nervenfaser gleichsam einschiebt, also sich nicht einfach anatomisch von der Zelle sondern lässt, wie in den bisherigen Fällen, sondern geradezu im Innern der Zelle liegt, während die Stiftchensäume sonst an der Peripherie derselben liegen; man könnte von einem inneren Stiftchensaume reden. Es reichen aber auch in diesem Falle die Stiftchen bis an die Oberfläche der Zelle; in der ganzen Beschaffenheit dieser Bildung aber ist keine Abweichung vorhanden: die Stiftchen stehen in einem Cylindermantel oder einem Theile eines solchen dichtgedrängt neben einander und die Neurofibrillen, deren verdickte Enden die Stiftchen sind, verlaufen in der Achse des Cylinders gegen die Nervenfaser. Beispiele solcher »innerer Stiftchensäume« bieten uns die Komplexaugen bei *Branchiomma* (Textfig. 3) und *Arca*.



Textfig. 3.

Auch die Beschaffenheit der Stiftchensäume selbst wechselt bei den verschiedenen Thieren. Die Höhe der Stiftchen ist sehr ungleich; während sie manchmal wie lange Flimmerhaare sich weit über die Oberfläche der Zelle erheben (*Helix*), sind sie andere Male außerordentlich niedrig und unbedeutend, nur eben knöpfchenartige Verdickungen der Neurofibrillenenden (Stemmata von *Helophilus*, *Scolopendra* [VII]). In manchen Fällen treten außer den Endverdickungen der Neurofibrillen, den eigentlichen Stiftchen, noch knöpfchenartige Verdickungen an deren Basis auf, und zwischen dem Zellkörper und diesen Verdickungen treten die Neurofibrillen besonders deutlich hervor: sie bilden eine Schaltzone, wie ich (VII) es genannt habe. Basalknöpfchen und Schaltzone sind aber nicht nothwendig zusammen vorhanden, die letztere kann auch fehlen. Beide finden sich bei vielen Arthropoden, z. B. *Lithobius* und zahlreichen Komplexaugen der Krebse und Insekten; vielleicht könnte man auch bei *Drepanophorus* die Abschnitte, welche ich (II) früher als innere Stiftchen bezeichnet habe und die von den äußeren Stiftchen jedesmal durch eine knöpfchenartige Anschwellung getrennt sind, als Schaltzone auffassen — wenn sie auch in ihrer Affinität zu Farbstoffen die äußeren Stiftchen übertreffen, ein Verhältnis, das sonst umgekehrt ist. Basalknöpfchen allein finden sich bei den Stiftchensäumen in der Retina der Heteropoden. Zweitheilige Stiftchen, d. h. solche, deren innere und äußere Hälfte verschieden stark färbbar sind, kennen wir von Heteropoden (VI, p. 429), *Armandia polyophthalma* (V, p. 486) und vielleicht *Amphioxus* (IV, p. 366).

Man kann mit den Basalknöpfchen wohl die Basalkörper in Flimmerzellen vergleichen: wir haben es in beiden Fällen mit dünnen, fibrillären Gebilden zu thun, an welchen diese Knöpfchenbildungen ansitzen: aber wir dürfen den oft vernachlässigten Unterschied nicht vergessen, dass die einen nervöse receptorische Fibrillen sind, die anderen aber kontraktile, und dass sie so verschieden sind wie Muskel und Nerv. Sollten also die Basalkörper in den Flimmerzellen mit der speciellen Funktion der Flimmern etwas zu thun haben, wie das neuerdings vielfach behauptet und durch die Ableitung dieser Basalkörper vom Centrosom der Zelle gestützt ist, so kann der Vergleich nur ein äußerlicher sein — doch ist dies jedenfalls nur eine von den möglichen Auffassungen, und es ist die Vergleichbarkeit desshalb nicht von vorn herein ausgeschlossen. Wenn aber eine solche Vergleichbarkeit vorhanden ist, so wären die Basalknöpfchen der Stiftchensäume ein Hinweis darauf, dass die Stiftchen hier nicht im Zellkörper liegen, sondern ihn überragen wie die Flimmer oder Geißel ihre Zelle überragt. Zweifellos thun das nicht alle Stiftchensäume, sicher nicht die sog. inneren, wahrscheinlich aber auch nicht jene bei *Planaria* und anderen Plathelminthen oder bei den Spinnen, wie sich hier aus der nicht vermehrten Breite der stiftchentragenden Strecke des Zellkörpers sicher folgern lässt. Bei anderen aber, wie *Gastropteron* und *Helix*, wo bisher keine Basalknöpfchen gefunden sind, überragt der Stiftchensaum sicher den Zellkörper, wie aus dem Vergleiche mit den benachbarten indifferenten Zellen hervorgeht. Dagegen giebt es Fälle genug, wo man zweifeln kann, ob der Stiftchensaum innerhalb oder außerhalb der Zelle liegt, und ich konnte daher eine Eintheilung von diesem Gesichtspunkte aus, die sicher morphologischen Werth hat, nicht versuchen.

Auch Verwachsungen der Stiftchen unter einander kommen vor, aber sie sind auf wenige Gruppen beschränkt. Einmal sind es die Heteropoden, in deren Retina die Stiftchen reihenweise zu dünnen Plättchen verwachsen, so dass dadurch der Stiftchensaum einer Zelle in einen Satz über einander liegender Plättchen umgewandelt wird (VI, p. 429). In ausgedehnterem Maße verwachsen die Stiftchen in den meisten Komplexaugen der Arthropoden, so dass nicht nur ein einzelner Stiftchensaum zu einem einheitlichen Rhabdomer, sondern sogar alle sieben Stiftchensäume eines Ommas zu einem Rhabdom sich verschmelzen und man die Zusammensetzung aus einzelnen Stiftchen nur noch aus den gesondert bleibenden, an das Rhabdom ansetzenden Neurofibrillen erkennen kann.

Man kennt die Stiftchensäume, trotz ihrer weiten Verbreitung, erst seit Kurzem genauer. Durch meine Untersuchungen zuerst bekannt geworden, sind sie von L. v. Graff (1899) auch in invertirten Pigmentbecherocellen der Landplanarien nachgewiesen; für die Arthropoden wurde ihre Auffindung durch Parker's Untersuchungen vorbereitet.

Keine so große Verbreitung wie die Sehzellen mit Stiftchensäumen haben diejenigen mit einzelnen Neurofibrillen. Wir können hier nicht selten schon durch die bedeutendere Dicke der Neurofibrillen vermuthen, dass wir es mit Primitivfibrillen zu thun haben, welche aus mehreren Elementarfibrillen bestehen — ein Beweis freilich für diese Vermuthung fehlt.

Diese Neurofibrillen bleiben entweder in ihrem ganzen Verlauf in der Zelle: es besteht kein äußerlich gegenüber dem übrigen Zellkörper abgesetzter Theil, den man als Stäbchen bezeichnen könnte — so ist es bei den segmentalen Augen des Palolowurms (V, p. 459 f.).

Oder aber die Fibrille tritt in einen stäbchenartigen Abschnitt ein, den sie, bisweilen unter leichten oder bedeutenderen Schlängelungen, bis an sein Ende durchzieht; dieses Stäbchen bildet entweder eine weiche, wahrscheinlich plasmatische Hülle um die Fibrille, wie bei *Pecten* oder bei *Charybdea* (nach E. W. Berger, 1900), oder es kommt dazu noch eine festere Umhüllung, in Gestalt eines cuticularen Hohlcylinders, der einheitlich sein kann (Raubanneliden) oder aus zwei an einander gelegenen Hohlkehlen besteht (Alciopiden, Cephalopoden). Eine besondere Stellung nimmt *Spadella* (s. oben) ein, wo die eine Neurofibrille am freien Ende der Zelle so verdickt ist, dass man sie allein, ohne Hülle, als Stäbchen bezeichnen könnte. — In einzelnen Fällen hat das Ende der Neurofibrille eine besondere Ausbildung: es ist hier nämlich bei Cephalopoden und Alciopiden ein besonderes Köpfchen vorhanden, das eine Modifikation der Neurofibrille vorstellt: doch kann ich in keinem Falle das genaue Verhältnis von Neurofibrille und Köpfchen zu einander feststellen. Im Allgemeinen ist ja wohl anzunehmen, daß die Neurofibrille in ihrem ganzen Verlauf im Inneren des Stäbchens der Einwirkung von Licht zugänglich ist — sonst wäre die oft bedeutende Länge der Stäbchen und der Neurofibrillen in ihnen gar nicht zu verstehen. Diese umgestalteten Enden sind aber vielleicht besonders reizbar, eine Annahme, in der ich bestärkt werde durch den Umstand, dass ja bei beiden Formen, bei Cephalopoden wie Alciopiden, Accommodationseinrichtungen vorhanden sind, durch welche also ein scharfes Bild der Objekte gerade auf diese Endköpfchen entworfen werden kann — bei den Cephalopoden ist durch Beer's (1897) schöne Untersuchungen die Accommodation direkt nachgewiesen, bei den Alciopiden konnte ich (V, p. 475) wenigstens Einrichtungen auffinden, die wahrscheinlich der Einstellung des Auges für die Ferne dienen.

Auf Berger's Befunde und die Folgerungen, die er daraus zieht, muss ich hier kurz eingehen. Er weist in den Sehzellen der Linsenaugen von *Charybdea* je eine Fibrille nach, welche die Zelle der Länge nach durchsetzt und dann das Stäbchen durchläuft. Wenn er angiebt, dass ich die Neurofibrillen bei den Anneliden nicht über das Stäbchen hinaus in die Zelle verfolgt habe, so ist das ein Irrthum, den er durch genaueres Lesen meiner Arbeit (V, p. 497) leicht hätte vermeiden können. Sehr spaßig ist es, wie Berger aus seinem Befund eine Stütze für Patten's Theorie des Farbensehens konstruiren will; diese Theorie verlangt horizontale Neurofibrillen von verschiedener Länge, die jeweils entsprechend ihrer Länge von Licht bestimmter Wellenlänge afficirt werden sollen; es können diese horizontalen Fibrillen wie die Borsten einer Flaschenbürste von einer axialen Faser ausgehen. Nun schreibt Berger: »It is quite evident, that my results for the retinal cells of *Charybdea* are, if anything, a support to PATTEN's theory.... While I have not been able, to demonstrate the fibrils that are essential to PATTEN's theory, yet I demonstrated the axial fibrils....« [Gesperrt habe ich.]

Zahlreiche Übergänge vermitteln zwischen diesen beiden Extremen in der Anordnung der Neurofibrillen, den Stiftchensäumen einer- und den Einzelfibrillen andererseits. Einmal haben wir in solchen Fällen, wo einem Stäbchen gewöhnlich nur eine Fibrille zukommt, auch vereinzelte Ausnahmen, wo sich deren mehrere nachweisen lassen: von *Pecten tigrinus* und *aratus* (VI, Fig. 15, 21, 23 bei *) habe ich Beispiele dafür abgebildet. Dann aber kommt es sehr häufig vor, dass eine geringe Anzahl von Neurofibrillen in einer Zelle vorhanden ist, die häufig als einheitliche Primitivfibrille die Zelle durchziehen, um dann beim Austritt aus ihr zu einem Fibrillenpinselchen aufzusplittern, das man noch kaum als Stiftchensaum bezeichnen kann. Dass solche Fibrillenpinsel wirklich ein Zwischenglied zwischen jenen Formen vorstellen, leuchtet daraus ein, dass man bei verwandten Thieren alle drei Arten der Fibrillenanordnung neben einander findet. Seitdem GRENACHER (1874) in seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über Cephalopoden die Vergleichbarkeit des Cephalopodenauges mit dem der Gastropoden festgestellt und FRAISSE uns mit den »Molluskenaugen von embryonalem Typus« bekannt gemacht hat, gilt die Entwicklungsreihe der Molluskenaugen: von den Grubenaugen von *Patella* zu den Blasenaugen der meisten Schnecken und den komplicirten Linsenaugen der Cephalopoden als ein klassisches Beispiel morphologischer Vergleichung. Nun finden wir bei drei Gruppen der Gastropoden, nämlich bei den Pulmonaten, Opisthobranchiern (vgl. oben) und Heteropoden (VI), noch echte Stiftchensäume; bei den Prosobranchiern haben wir, wenigstens in den oben untersuchten Fällen, Fibrillenpinsel gefunden, wie die eben besprochenen und endlich haben wir bei den Cephalopoden stets nur eine Fibrille in den Stäbchen. Wir brauchen dabei keinen Anstoß daran zu nehmen, dass die Stiftchensäume (welche wir doch wohl als das Ursprünglichere ansehen dürfen, schon desshalb, weil sie bei den Plathelminthen eine so allgemeine Verbreitung haben) in diesem Falle bei den von den Prosobranchiern abgezweigten Gruppen vorkommen, aber selbst bei einem so primitiven Prosobranchierauge, wie dem von *Patella*, nicht mehr vorhanden sind; es ist wohl denkbar, dass jene Seitenzweige eine Eigenschaft des Urgastropoden bewahrt haben, die den jetzigen Prosobranchiern nicht mehr zukommt, dass also auch bei den Urgastropoden die Sehzellen mit Stiftchensäumen ausgestattet waren. Ähnliche Neurofibrillenpinsel finden wir noch mehrfach; Pfeffer (1901) hat dergleichen für die Stäbchen der Asteriden nachgewiesen, ich sah Ähnliches, wenn auch viel längere Fibrillen, in den Ocellen von *Siphonostoma diplochaetos* (V, p. 496 f.), und dahin lassen sich auch die Zellen der Nebenretina in den Stirnaugen von *Vespa crabro* (VII, p. 387) zählen.

Wenn wir die Vertheilung dieser dreierlei Neurofibrillenanordnungen in den verschiedenen Augen vergleichen, so fallen uns eigenartige Verhältnisse auf: eine Fibrille in jeder Zelle finden wir vor Allem in ausgedehnten Retinae mit sehr vielen Sehzellen, jedenfalls nie dort, wo ein Sehorgan nur ganz wenige oder gar nur eine einzige Sehzelle enthält — in diesem Falle sind vielmehr stets Stiftchensäume vorhanden, so bei den Pigmentbecherocellen der Plathelminthen und vieler Anneliden, so auch in den Blasenaugen bei denjenigen Gastropoden, bei welchen relativ oder absolut wenige Sehzellen vorkommen, bei Heteropoden, Pulmonaten und einigen Opisthobranchiern. Bei *Pleurobranchus*, wo nur sieben Sehzellen in einem Auge vorhanden sind, haben die Stiftchensäume eine besonders große Ausdehnung, bei *Gastropteron* mit zahlreicheren Sehzellen sind sie viel schmäler. In den zellenreichen Retinae der Prosobranchier trägt jede Zelle nur noch einen Neurofibrillenpinsel; bei den Cephalopoden aber, wo die Zahl der Sehzellen mit derjenigen in den Augen hochentwickelter Vertebraten wetteifert, kommt einer Zelle stets nur eine Neurofibrille zu. Ähnliches lässt sich bei den Planarien beobachten: die Sehzellen von *Planaria torva*, welche nur zu dreien in einem Pigmentbecher stehen, haben sehr ausgedehnte Stiftchensäume; bei *Euplanaria gonocephala*, wo die Zahl der Sehzellen in einem Ocell um 200 beträgt, ist der Stiftchensaum auf das schmale Ende der kolbenförmigen Zellverlängerungen (»Sehkolben«) beschränkt; bei *Dendrocoelum lacteum* mit nur 32 Sehkolben ziehen sie sich auch an den Seitenwänden dieser Kolben herab, sind also von größerer Ausdehnung, als bei der vorigen, aber immer noch von weit geringerer als bei *Planaria torva* (II, p. 194 ff.). Eine ähnliche Beobachtung machte v. Graff an *Geoplana rufiventris*; dort variirt beim gleichen Individuum die Zahl der Sehzellen in den Ocellen (»Kolbenaugen«) zwischen eins und zwanzig; da, wo nur eine Sehzelle vorhanden ist, schätzte v. Graff an dieser 400 Stiftchen; bei etwa elf Sehzellen hatte jede zwischen 30 und 80 Stiftchen; mit wachsender Zahl der Sehzellen nimmt also auch hier die Zahl der zugehörigen Stiftchen ab. — Wenn ferner wirklich, wie mir das sehr wahrscheinlich ist, der Saum, der die Vacuolen der Sehzellen bei den

Hirudineen auskleidet, ein Stiftchensaum ist, so wird die vielfache Kammerung dieser Vacuolen bei *Piscicola* und ihre mannigfach verzweigte Gestalt in den großen Sehzellen von *Pontobdella* und *Branchellion* uns besser verständlich als zuvor: sie bewirken eine Oberflächenvermehrung in der Vacuole, und damit eine Vermehrung der Ausdehnung der Stiftchensäume; bei den genannten Formen mit ausgedehnten intravacuolären Stiftchensäumen ist aber die Zahl der Sehzellen eine geringe, dagegen bei den Gnathobdelliden, wo die Zellen zahlreicher sind, haben die Vacuolen eine relativ geringere Oberfläche und daher weniger ausgedehnte Stiftchensäume. Ob es damit auch im Zusammenhange steht, »dass mit der abnehmenden Zahl der Retinazellen eine Verstärkung der einzelnen Primitivfibrillen, aber gleichzeitig eine geringere Komplicirtheit des Neurofibrillengitters Hand in Hand geht«, wie Apáthy (1897, p. 683) für eine Anzahl Formen konstatirt, das wage ich nicht zu entscheiden.

Es ist nun für die Leistungsfähigkeit des Sehorgans natürlich von Vortheil, wenn recht viele Sehzellen in dessen Zusammensetzung eingehen. Denn »das Licht, welches auf ein einziges empfindendes Element fällt, kann nur eine einzige Lichtempfindung hervorbringen, in welcher nicht mehr unterschieden wird, ob einzelne Theile des Elementes stark, andere schwach beleuchtet sind« (Helmholtz [1856] p. 255) — wobei als Element hier eine Sehzelle zu verstehen ist. In den Sehorganen mit zahlreicheren Sehzellen ist nun aber nach dem eben Erörterten kein entsprechend größerer Aufwand an Neurofibrillen, an Nervensubstanz gemacht; es sind diese Fibrillen nur in anderer Weise vertheilt. Es ist also gleichsam ein Etat, ein fester Betrag von Nervensubstanz vorhanden, der bei verwandten Thieren wahrscheinlich etwa gleich groß ist, der aber in verschiedener Weise verwendet werden kann: Verhältnisse, die unter den Gesichtspunkt von Geoffroy de St. Hilaire's »loi de balancement« fallen. Es ist aber dabei ohne Weiteres klar, dass man solche Kompensationen nicht bis in Einzelheiten verfolgen kann: eine mathematische Genauigkeit wird man stets vermissen, da die Beziehungen im lebenden Organismus viel zu komplicirt sind, als dass sie sich unter die einfache Formel eines Additionsexempels subsummiren ließen. Die Gefahr, in spielendes Suchen nach Gesetzmäßigkeiten hineinzukommen, liegt hier genau so nahe, wie etwa bei den biologischen Fragen über die Schutz- und Schreckfarben, wobei so unendlich viel gesündigt ist.

Der oben angeführte Helmholtz'sche Satz: »das Licht, welches auf ein einzelnes empfindendes Element fällt, kann nur eine einzige Lichtempfindung hervorbringen«, lässt sich ungezwungen auch auf die Neurofibrillenenden als lichtrecipirende Elemente anwenden, wenn wir annehmen dürfen, dass die einzelnen Neurofibrillen in der Nervenfaser isolirt sind. Diese Annahme ist zunächst durchaus willkürlich. Dass aber in einzelnen Fällen eine solche Isolirung vorhanden ist, wird sehr wahrscheinlich durch die Betrachtung des Neurofibrillenverlaufs in unipolaren Ganglienzellen bei Wirbellosen: dort liegen sowohl die zuleitende Fibrille, welche sich in ein Fibrillengitter um den Zellkern auflöst. als auch die ableitende Fibrille in dem gleichen Nervenfortsatz der Zelle; wenn sie nicht gegen einander isolirt wären, so würde die Erregung, die zur Zelle geleitet wird, schon auf die ableitende Fibrille überspringen, ehe sie den Zellkörper erreichte, und das Neurofibrillengitter, dem man doch eine Bedeutung, eine Funktion zuschreiben muss, wäre für die Leitung überflüssig, ja würde von der Erregung gar nicht erreicht werden. Wenn wir eine solche gegenseitige Isolirung auch für die Neurofibrillen in einer Sehzelle etwa von *Planaria torva* annehmen dürften — und das ist durchaus nicht nothwendig, auch wenn in dem angeführten Beispiele die Isolirung vollkommen bewiesen wäre, was sie nicht ist — so wäre vielleicht die Leistung des Ocellus bedeutend höher zu bemessen als ohne diese Annahme, und der Unterschied, der durch die Zahl der Sehzellen in den verschiedenen Ocellen bedingt wird, wäre weniger bedeutend, und jedenfalls nicht, wie bei unserer ersten Auffassung, die Leistung proportional der Zahl der Zellen. Freilich ist nicht zu verkennen, dass auch noch die Zahl der mit dem Sehorgan verbundenen centralen Zellen für die Entscheidung solcher Fragen hervorragend in Betracht kommt.

Hier muss ich noch mit einigen Worten auf den Ausdruck »Stäbchen« eingehen. Ich würde ihn am liebsten ganz ausmerzen, wenn ich mir nicht bewusst wäre, dass es ein vergebliches Bemühen ist, dass er nicht bloß nicht ausgerottet werden kann, sondern dass solch ein kurzer Ausdruck, der gewisse Bildungen ähnlicher Art zusammenfasst, ganz unentbehrlich ist. Wir müssen uns aber über die Werthung des Ausdruckes völlig klar werden. Da möchte ich zunächst darauf hinweisen, dass das, was man bisher mit Stäbchen bezeichnet hat, morphologisch recht verschiedene Dinge sind:

Es sind darunter ganze Stiftchensäume verstanden, so von Claus im Medianauge der Crustaceen, von Grenacher bei den Heteropoden und im Komplexauge der Insekten und Crustaceen, von Ray Lankester im Skorpionsauge; oder aber sind darunter mehrere, zu verschiedenen Zellen gehörige Stiftchensäume begriffen: das gilt von den Stäbchen Leydig's im Komplexauge der Arthropoden, von den Stäbchen Grenacher's im Stemma der Biene und mancher Spinnen, von den Stäbchen Hensen's bei den Heteropoden; oder aber wurde das Wort angewendet auf einen röhrenförmigen Stiftchensaum mitsammt seinem plasmatischen Inhalt: z. B. die Stäbchen bei *Scolopendra* nach Grenacher und Heymons, die Stäbchen Grenacher's im Stemma der Dipteren; das gleiche Wort wird verwendet für ein einzelnes Stiftchen eines Stiftchensaumes (Grenacher bei *Iulus*) oder für kleinere Bündel von Neurofibrillen in der Sehzelle (Pankrath bei Raupen). Stäbchen werden ferner genannt einzelne Fibrillen mit ihrer Hülle bei den Alciopiden und Raubanneliden, oder der basale Abschnitt (Knauf) der Endanschwellung einer Neurofibrille bei den Chätognathen von O. Hertwig und Grassi, oder die Fibrillenpinsel mit ihrer Umgebung bei Asteriden.

Eine morphologische Bedeutung kann man dem Worte Stäbchen in der bisherigen Anwendung nicht zuschreiben. Aber etwas Gemeinsames lässt sich sicher unter diesem Ausdruck zusammenfassen, und man kann ihn desshalb etwa so definiren: ein Stäbchen ist ein äußerer, anatomisch einfach abtrennbarer Theil einer Sehzelle, der die recipirenden Endigungen enthält, außer diesen aber häufig noch andere Bestandtheile umfasst, wie lebendes Plasma oder Stützgebilde. Einen Auswuchs der Zelle über ihre ursprünglichen Grenzen stellt das Stäbchen wohl in vielen Fällen dar, so bei Vertebraten, Cephalopoden, Raubanneliden u. A., aber schon von den Stiftchensäumen der Plathelminthen kann man dies nicht immer behaupten. Wenn man also bei der Schilderung eines Sehorgans von den Stäbchen spricht, so ist stets noch eine besondere Beschreibung derselben nothwendig. Unter diese Bezeichnung Stäbchen im weiteren Sinne fallen natürlich auch die Zapfen der Wirbelthierretina.

Es ist aber durchaus nicht nothwendig, dass jede Sehzelle ein Stäbchen hat, d. h. dass die recipirenden Endigungen so an ihr angebracht sind, dass man sie einfach anatomisch von ihr sondern könnte: das ist z. B. unmöglich bei den »inneren Stiftchensäumen«, wie wir sie in den Sehzellen von *Branchiomma*, *Arca* u. a. finden, oder von den wahrscheinlichen Stiftchensaumvacuolen der Egel; es wäre wohl von dem Ausgangspunkte, dem Stäbchen der Wirbelthierretina zu weit abgegangen, wollte man auch solche Bildungen »Stäbchen« nennen — immerhin könnte man ja von »inneren Stäbchen« reden, und es würde sich dieser Gebrauch des Wortes vielleicht einbürgern. Wo aber sollten wir z. B. bei einer Sehzelle von den segmentalen Ocellen des Palolowurms oder bei den Zellen der Nebenretina des *Vespa*-Stemmas die Grenze des Stäbchens ansetzen, da die Andeutung irgend welcher Sonderung an diesen Zellen gar nicht vorhanden ist? GRENACHER's Nachweis, dass das Retinaelement, oder sagen wir mit unserer Bezeichnung die Sehzelle, das konstanteste Element in den Sehorganen aller Thiere ist, darf also nicht auch auf das Stäbchen ausgedehnt werden — außer man will der Bezeichnung Stäbchen jeden besonderen Sinn nehmen und es einfach mit »recipirendes Endorgan« gleichsetzen. Dagegen lässt sich, mit einem geringen Vorbehalt, sagen, dass in den Sehzellen die recipirenden Endtheile überall freie Neurofibrillenenden sind.

Dieser Vorbehalt bezieht sich auf die Ocellen der Naideen (vgl. oben) und die vermuthlichen Sehzellen der Lumbriciden (II). Hier sind nämlich bisher keinerlei Einrichtungen wie die eben geschilderten bekannt; aber all diesen Sehzellen ist es gemeinsam, dass sie in ihrem Plasma eine Sonderbildung enthalten, einen vacuolenartigen, verschieden gestalteten Körper mit homogenem Inhalt und scharfer Begrenzung. Ähnliche Gebilde hat Göppert (1892) in den Sehzellen des Salpenocells gefunden; doch konnte ich bei den von mir untersuchten Ocellen von *Salpa africana-maxima*, die theils in Sublimat-Eisessig, theils in Formol konservirt waren, nichts Ähnliches finden und halte daher weitere Untersuchungen für nöthig, womöglich unter Verwendung frischen Materials und genauer Prüfung der Konservirungsmethoden.

Schon oben habe ich jene Sonderbildungen in den Sehzellen als Phaosomen bezeichnet und möchte hier auf diese Bezeichnung etwas genauer eingehen. Ray Lankester und Bourne hatten beim Skorpion gewisse glänzend lichtbrechende sphärische Körper in den Sehzellen gefunden und, da deren Substanz ihnen mit der des Rhabdoms ähnlich schien, denselben eine ähnliche Funktion wie dem Rhabdom zugebilligt und sie Phaosphären (*φαός* = *φῶς*) genannt. Purcell wies jedoch nach, dass diese Körper nicht bloß in den Sehzellen, sondern auch in anderen, z. B. den Leberzellen beim Skorpion vorkommen, und ich (VII) habe dargethan, dass das Rhabdom durchaus nicht homogen ist, wie jene Gebilde, sondern aus einzelnen neben einander liegenden Stiftchen besteht; somit ist es sicher, dass die »Phaosphären« des Skorpions nicht die ihnen zugeschriebene Bedeutung haben können. Der Name haftet aber an diesen Bildungen; desshalb würde es nur Verwirrung schaffen, wollte man Gebilde von anderer Funktion mit dem gleichen Namen belegen. Daher habe ich für die intracellulären Körper in den Sehzellen der Naideen und Lumbriciden den Namen Phaosom geschaffen. Die Ausdrücke, welche bisher für diese und ähnliche Gebilde gebraucht sind, wie Vacuolen, Binnenkörper, Glaskörper, sind zu unbestimmt, oder auch für andere, durchaus verschiedene Objekte in Gebrauch, so dass ich sie lieber nicht gewählt habe.

Was für Gründe haben wir nun, den Phaosomen eine wesentliche Rolle in diesen Sehzellen zuzuweisen. Es kann da nur die Konstanz ihres Vorkommens und die Beschränkung auf Zellen, die mit Recht als Sehzellen betrachtet werden, ins Gewicht fallen. Bei den Lumbriciden habe ich die phaosomhaltigen Zellen aus folgenden Gründen als Sehzellen angesprochen: sie sind periphere Sinneszellen, dabei aber den chemischen Einflüssen durch ihre tiefe Lage entzogen, für mechanische Reize wohl kaum zugänglich, da sie zum Theil im Gehirn liegen —

wohl aber für Licht stets erreichbar — außerdem stimmt ihre Verbreitung über den Regenwurmkörper mit derjenigen der optischen Reizbarkeit überein, welche ich experimentell feststellen konnte. Wenn ich weiter eine Vergleichbarkeit mit den Sehzellen der Hirudineen für meine Annahme ins Feld führte, so fällt dieser Grund jetzt weg, da ich die intracellulären Bildungen in diesen Zellen jetzt als Stiftchensaumvacuole und nicht als Phaosom zu deuten geneigt bin. Dagegen hat sich gezeigt, dass bei nahen Verwandten der Regenwürmer, den Naideen, in den hier nicht zweifelhaften Sehzellen ebenfalls Phaosomen vorkommen. Dass diese hier der Wand des Pigmentbechers dicht anliegen, also eine möglichst vollkommene optische Isolirung genießen, scheint mir ebenfalls für eine wesentliche Rolle bei der Lichtreception zu sprechen. Über die Art und Weise, wie diese Bildungen der Lichtreception dienen, und über die Vermittlung einer etwa in ihnen durch Lichtreiz hervorgerufenen Zustandsänderung an die Nerven, können wir nichts aussagen. Göppert führt für seine Deutung der entsprechenden Bildungen im Salpenauge keine gewichtigeren Gründe ins Feld: er hält sie lediglich für Analoga der — missdeuteten — Phaosphären der Skorpione.

Jedenfalls ist zu vermuthen, dass auch in den Sehzellen mit Phaosomen, wie in allen Zellen des Nervensystems, Neurofibrillen vorhanden sind. So lange diese in ihrem Verhalten zu den Phaosomen nicht nachgewiesen sind, muss jede Vermuthung, ja sogar die Annahme, dass die Phaosomenzellen von denen mit freien Neurofibrillenenden grundsätzlich verschieden seien, als provisorisch erscheinen.

Da die Erkenntnis der Phaosomen noch durchaus ungenügend ist, lässt sich auch nichts darüber aussagen, wie jene bandartigen und geschlängelten Körper, die man in den Sehzellen mancher Calaniden (VII, p. 350) neben dem Stiftchensaum findet, irgendwie mit ihnen vergleichbar sind. — Ferner wies mich nach dem Erscheinen der ersten Abtheilung dieser Untersuchungen Herr Geheimrath F. v. Leydig darauf hin, dass vielleicht auch die »Körper specifischer Art« in nervösen Zellen der Daphniden (Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers, p. 97, und Naturgeschichte der Daphniden) den Phaosomen der Lumbriciden-Sehzellen nahe stehen möchte. Diese Vergleichbarkeit wird zunächst dadurch beeinträchtigt, dass jene Körper nicht in einer einzelnen Zelle, sondern zwischen zwei benachbarten liegen. Auch hier müssen im Übrigen noch weitere Untersuchungen Licht schaffen; nach meinen bisherigen darauf gerichteten Untersuchungen halte ich es allerdings nicht für ausgeschlossen, dass wir es auch hier mit lichtrecipirenden Zellen zu thun haben.

Die Verbreitung der Sehorgane mit Phaosomen ist also eine sehr geringe, so gering, dass wir sagen können, in fast allen Sehorganen würden die lichtrecipirenden Endeinrichtungen der Sehzellen durch freie Neurofibrillenenden gebildet.

b. Die Rolle des Pigments in den Sehorganen.

Für das Zustandekommen der Lichtreception als solcher ist die Anwesenheit von Pigment nicht nothwendig. Das ist keine neue Wahrheit: schon oft ist mit Nachdruck dieser Satz betont und begründet worden. Aber noch weit öfter findet man Verfehlungen dagegen — und so will ich denn hier mit einigen Worten auf diesen Punkt eingehen, obgleich erst in jüngster Zeit TH. BEER (1901) die Frage von verschiedenen Gesichtspunkten aus gründlich beleuchtet hat.

Die Stimmen, welche auf die nebensächliche Rolle des Pigments hingewiesen haben, sind vielfach ungehört verhallt, trotzdem sie von den größten Autoritäten ausgingen. JOH. MÜLLER wendet sich in seinem Handbuch der Physiologie gegen den Irrthum GRUITHUISEN's, »dass jede dunkle Stelle der Haut einigermaßen mit der Natur eines Sehorgans in Beziehung stehe, weil sie mehr Licht absorbirt. Dies ist offenbar unrichtig; denn die erste Bedingung zum Sehen ist die specifische Sensibilität des Nerven und dass der zum Sehen dienende Nerv kein Gefühlsnerv sei«. — HELMHOLTZ (1856) sagt in seinem Handbuch der physiologischen Optik: »Doch wissen wir durchaus nicht, ob alle pigmentirten sogenannten Augenpunkte der niederen Thierformen wirklich zur Lichtempfindung dienen. Andererseits müssen wir aus der Empfindlichkeit, welche niedere Thiere ohne Augenpunkte für das Licht zeigen, schließen, dass auch lichtempfindende Nerven in durchsichtigen Thieren ohne Pigment vorkommen, die nur der Beobachter in keiner Weise als solche erkennen kann.« V. HENSEN (1866) findet Grund zu der Klage, dass die Bedeutung des Pigments noch nicht überall so klar erfasst sei, wie es doch gestattet wäre; über die Rolle des Pigments sagt er: »Es ist schon nach der einfachen Beobachtung der Albinos sicher, dass das Sehen bei Abwesenheit des Pigments nicht aufhört, sondern nur, namentlich bei grellem Licht, erschwert ist; anderntheils kennen wir keine Beobachtung, die wirklich nachwiese, dass irgendwo das Pigment zum Zustandekommen der Lichtwahrnehmung unumgänglich nothwendig wäre.« Er beschränkt schließlich die Funktion des Pigments auf folgende zwei Wirkungen: 1) Absorption überschüssigen, durch die Retina hindurchgegangenen Lichtes, und 2) Abhalten des äußeren Lichtes — was für das genaue Sehen am wichtigsten ist. — Auch diese Darlegung hatte nicht den Erfolg, den leicht widerlegbaren Irrthum aus der Welt zu schaffen. 17 Jahre später findet es E. RAY LANKESTER (1883) für geboten aufs Neue gegen denselben anzukämpfen: »Man muss sagen, dass die Beziehung des Pigments zum Sehapparat jetzt noch nicht richtig aufgefasst wird. Es ist völlig sicher, dass bei einigen, und vielleicht bei allen Augen das Pigment keine primäre Rolle in dem physiologischen Process spielt, zu dem das Licht den Anstoß giebt. Licht wirkt ungeschwächt auf durchsichtiges Protoplasma, und es ist kein Pigment nothwendig, um die Lichtenergie in Wärmeenergie zu verwandeln, damit das Zellplasma einen lichtempfindlichen Apparat vorstelle. Die Funktion des Pigments im Auge ist eine sekundäre, wie wir aus dem Sehvermögen der Albinos lernen. Über die genaue Bedeutung des Pigments in Bezug auf die Zellen, in denen der Sehnerv endigt, herrscht bei den Physiologen noch keine Übereinstimmung.«

Aber auch jetzt noch findet man immer wieder das Pigment als nothwendigen Bestandtheil eines Sehorgans aufgeführt, als ein Medium, durch welches die Ätherschwingungen des Lichtes derartig umgewandelt werden, dass sie auf den Sehnerven bezw. dessen periphere Endigungen wirken können. Dies soll entweder so erfolgen, dass durch die chemische Wirkung des Lichtes auf das Pigment freie chemische Substanzen entstehen, die vorher nicht vorhanden waren und die als Plasmareiz wirken (so M. FOSTER, A textbook of Physiology, 4th Ed. p. 515—516; ähnlich LANDOIS, Lehrb. der Physiologie. 7. Aufl. 1891 p. 939), oder es wird die alte HUXLEY'sche Auffassung festgehalten, dass durch die Absorption der Lichtstrahlen der Pigmentfleck erwärmt und durch die Wärme der Sehnerv gereizt würde. Dass dabei im ersteren Falle nur die chemisch wirksamen kurzwelligen Strahlen des Spektrums (vor Allem auch die uns z. B. unsichtbaren ultravioletten Strahlen), im letzteren Falle dagegen in der Hauptsache die langwelligen Strahlen von dem rothen Ende des Spektrums in Betracht kommen und dem entsprechend der Effekt wesentlich verschieden beeinflusst wird, das zu erwägen, und die naheliegenden Folgerungen daraus zu ziehen, nehmen die Vertreter solcher Theorien keine Veranlassung.

Es sind im Allgemeinen, besonders bei niederen Thieren, die Sehorgane (»Augenpunkte«) dem Untersucher sichtbar geworden, weil sie pigmentirt waren — was Wunder dann, dass bei allen Sehorganen, die man kannte, Pigment vorhanden war! und wie verkehrt der Schluss, dass es eben wegen dieser allgemeinen Verbreitung offenbar eine wesentliche Rolle spiele! Dem gegenüber muss zunächst darauf hingewiesen werden, dass wir jetzt eine ziemliche Anzahl von Sehorganen kennen, bei denen Pigment gänzlich fehlt. Bei den Salpen liegen, wie GÖPPERT (1892) und METCALF (1893) nachgewiesen haben, auch außerhalb der hufeisenförmigen Pigmentblendung eine Anzahl von Sehzellen, die denen, welche vom Pigment umschlossen werden, vollkommen gleichen. Dass die Zellen in den Pigmentbechern von *Hirudo* und anderen Egeln lichtrecipirend sind, wird jetzt allgemein anerkannt; mit Nothwendigkeit folgt aber daraus, dass die eben so gebauten, außerhalb der Pigmentbecher gelegenen Zellen ebenfalls durch Licht gereizt werden, und dass ferner die entsprechend gebauten Zellen bei anderen Hirudineen die gleiche Funktion haben; so kommen bei *Pontobdella muricata* Pigmentbecherocellen überhaupt nicht vor, wohl aber zahlreiche Sehzellen, besonders im Vorderende (III, p. 256), die nicht von Pigment begleitet werden. Das Gleiche gilt von den vermuthlichen Sehzellen, die ich (I) bei den Lumbriciden besonders im Kopflappen, aber auch an anderen Stellen nachgewiesen habe und welche mit den Sehzellen der verwandten Naideen durch den Besitz eines Phaosoms große Ähnlichkeit haben, allerdings einstweilen noch mit diesen zusammen außerhalb der Reihe der übrigen Sehorgane stehen. Außerdem aber fand ich (V, p. 487) bei einem Anneliden, bei *Dialychone acustica* in einem breiten Ausläufer des Gehirns, der sich der Epidermis nähert, zahlreiche Zellen von dem gleichen Aussehen, wie die Sehzellen in den Pigmentbecherocellen der verwandten *Leptochone*, die genau an der gleichen Stelle liegen; die deutlichen Stiftchensäume dieser Zellen (V, Fig. 43) entkräften von vorn herein den Einwand, dass hier etwa rudimentär gewordene Augen vorliegen könnten — im Übrigen zeigt die Beobachtung an sicher rudimentären Augen, dass dort nicht das Pigment verschwindet, dass vielmehr die Sehzellen zuerst Reduktionen erleiden[1].

APÁTHY (1897) nimmt sonderbarerweise an, dass die außerhalb der Pigmentbecher gelegenen Sehzellen bei den Hirudineen nicht der Lichtreception dienen — einen besonderen Grund bringt er dafür nicht bei. Schon vor mir sind KOWALEVSKY (1899) und BEER (1901) gegen eine solche Annahme aufgetreten, und auch ich kann derselben keine Berechtigung zuerkennen, sondern finde sie durchaus inkonsequent.

Hierher gehören auch die Scheitelocellen der Phryganeen (*Anabolia*, *Phryganea*) und die Augen von *Ceratopsyllus*, in denen schon GRENACHER kein Pigment finden konnte; ich kann seine Angabe vollauf bestätigen; die optische Isolation wird bei beiden durch eine dunkel gefärbte cuticulare Hülle bewirkt. Es wird Niemand annehmen wollen, dass der Farbstoff in dieser Cuticula durch das Licht chemische Zersetzungen erleide, und so in der vielfach angenommenen Weise in den Dienst der Lichtreception trete; er ist durchaus von der gleichen Natur, wie derjenige, der die benachbarte Körpercuticula überall erfüllt.

---

[1] Hier wären auch die pigmentlosen Nebenretinae aufzuführen, die ich seither bei *Limax maximus* gefunden habe (vgl. Verhandl. der Deutschen Zool. Ges., Vers. zu Gießen 1902). Anm. bei der Korrektur.

Aber auch da, wo die Sehorgane Pigment enthalten, ist dessen Vertheilung eine sehr wechselnde. Wenn überall die Pigmentkörnchen in den Sehzellen selbst lägen, so wäre ja am ehesten an eine wesentliche Bedeutung dieses Stoffes für die Lichtreception zu denken. Aber ihre Lage ist eine durchaus regellose: theils sind die Sehzellen, theils die zwischen ihnen liegenden Stützzellen in den epithelialen Sehorganen pigmentirt, theils sind es besondere Bindegewebszellen, welche einen Pigmentbecher bilden, und bei *Aurelia aurita* wird ein solcher sogar durch pigmentirte Entodermzellen hergestellt. Ja von besonderer Wichtigkeit für die angeregte Frage ist es, dass das Pigment von den Stellen, wo die Lichtreception stattfindet, oft sehr weit entfernt liegt: so wird bei *Pecten* das Pigment von der Stäbchenschicht durch die große, zwischenliegende Tapetumzelle getrennt, welche nur wenig oder kein Licht zum Pigment durchlässt, sondern das meiste reflektirt; eben so schiebt sich in den Stemmen mancher Insekten, z. B. *Cloëon*, *Agrion*, *Machilis*, das Tapetum zwischen die Stiftchensäume und das Pigment ein, welch letzteres durch einen weiten Zwischenraum von den Stiftchen geschieden ist. In den iridopigmentären Komplexaugen der Tiefsee-Schizopoden (Chun, 1896) ist das Pigment auf die Nähe der Krystallkegel beschränkt, fehlt aber gänzlich in der Gegend der lichtrecipirenden Endorgane, der Rhabdome. Dazu könnte man noch anführen, dass normalerweise in der Retina vieler Wirbelthiere, welche ein Tapetum besitzen (z. B. Katze), das Pigment auf weite Strecken fehlt.

Die Unregelmäßigkeit in der Lagerung des Pigmentes ist so groß, dass oft bei verwandten Formen ganz verschiedene Verhältnisse vorliegen. Bei den Augen in der Reihe der Gastropoden, die wir doch sicher als homologe Organe betrachten müssen, sind alle Möglichkeiten der Pigmentvertheilung verwirklicht (vgl. oben): bei *Pleurobranchus* liegt das Pigment in den Sehzellen (und wenn man die wenigen, nicht stiftchentragenden Zellen des Augenhintergrundes als Stützzellen bezeichnen will, auch in diesen); bei *Gastropteron* dagegen finden wir es nur in den Stützzellen, die Sehzellen sind frei davon; bei *Patella* dagegen enthalten gerade die Sehzellen das Pigment, die Stützzellen dagegen sind unpigmentirt, und bei *Murex* wiederum sind beiderlei

Zellen pigmentirt. Morphologisch ist also für eine Zelle bedeutungslos, ob sie Pigment enthält oder nicht. Die Anwendung dieses Kriteriums bei Vergleichung von Zellen ist daher ganz unzulässig: über die Kontroverse zwischen HILGER bezw. BÜTSCHLI und GRENACHER über die Sehzellen im Gastropodenauge habe ich mich oben schon ausgelassen. Eben so ist es unberechtigt, wenn v. GRAFF »einen diametralen Gegensatz zwischen dem Auge der Anneliden und Mollusken und jenem der Rhynchodemiden« darauf begründet, dass »die Pigmentzellen dort zugleich Sinneszellen, hier aber zugleich Stützzellen repräsentiren«; über die Existenz eines solchen Gegensatzes bin ich allerdings ganz der Ansicht v. GRAFF's, ja ich halte ihn noch für größer als er es thut — doch davon weiter unten. Die Bedeutung der Pigmentirung ist hier durchaus eine physiologische: das Pigment findet sich überall da, wo es nöthig ist, unabhängig von der morphologischen Natur, der Herkunft und der sonstigen Funktion der betreffenden Gewebselemente. Wenn daher RAY LANKESTER (1883) solche Augen, bei denen die Sehzellen selbst pigmentirt sind, als autochrome von den exochromen unterscheidet, bei denen das Pigment an indifferente Zellen gebunden ist, so sind zwar wieder ein paar klangvolle gelehrte Namen mehr geschaffen, dem Verständnis aber ist wenig damit gedient.

c. Versuch einer Klassifikation der Sehorgane.

Bei der Vergleichung der Sehorgane unter einander ergeben sich vielfach Ähnlichkeiten, die es ermöglichen, verschiedene Formen unter gemeinsame Gesichtspunkte zu bringen, und so eine Anzahl von Gruppen in der ganzen Reihe der Organe zu unterscheiden, welche dann zu einander wiederum in bestimmten Beziehungen stehen. So gelangen wir zu einer Eintheilung, einer Klassifikation der Sehorgane. Eine solche Eintheilung ist keine Spielerei, kein Produkt eines zwecklosen Ordnungssinnes; sie hat ihre großen Vortheile: sie erleichtert vor Allem die Beschreibung der verschiedenen Formen, indem man diese von vorn herein bestimmten Typen zuordnen kann; sie lehrt uns das Gemeinsame und Charakteristische in den wechselnden Erscheinungen zu erfassen, und zeigt uns, indem sie die Übergänge zwischen den verschiedenen Typen aufweist, welcher Art wohl die Entwicklung der komplicirter zusammengesetzten Organe aus einfacheren gewesen sein mag.

Solche Eintheilungen sind schon öfter versucht worden. Wie überhaupt für die genauere Kenntnis der Sehorgane, besonders der niederen Thiere, so müssen wir auch in diesem Punkte auf JOH. MÜLLER zurückgehen. Er theilt die optischen Werkzeuge ein in A) einfachste Augen oder Augenpunkte der Würmer und anderer niederer Thiere; B) musivisch zusammengesetzte Augen der Insekten und Crustaceen, von denen er wieder vier Modifikationen unterscheidet; C) einfache Augen der Insekten, Spinnen, Crustaceen und Mollusken mit kollektiven dioptrischen Medien, und D) Auge des Menschen und der Wirbelthiere. — Über diese Eintheilung hinaus sind seitdem nur wenig Fortschritte gemacht, besonders desshalb nicht, weil die Gruppe A, welche sehr verschiedene Augenbildungen enthält, lange Zeit hindurch nur ganz ungenügend bekannt war. — Andere Eintheilungen späteren Ursprungs stellen häufig sogar einen Rückschritt vor, so z. B. die sehr konfuse Klassifikation der Sehorgane in fünf Haupttypen, welche MILNE EDWARDS (1876) giebt. Er unterscheidet zunächst Linsenaugen (1) mit bikonvexer, von der Retina unabhängiger Linse, wozu er auch die Vertebratenaugen rechnet, von den Retinaaugen, wo die Retina sehr entwickelt ist und mit dem Integument in direkter Berührung steht. Diese theilt er wieder ein in innere (2) und äußere Retinaaugen, bei denen die ersteren vom Integument unabhängig sind und von ihm überdeckt werden, ohne dass dasselbe einen für ihre Funktion wichtigen Theil liefert; die letzteren dagegen in inniger Verbindung mit dem benachbarten Integument, welches ihnen einen der Vertebratencornea analogen uhrglasförmigen Überzug liefert: dieser ist entweder einheitlich: glatte äußere Retinaaugen (3), oder er zerfällt in einzelne Abschnitte (cornéules): reticulirte oder facettirte äußere Retinaaugen (4). Endlich bilden Augenflecke den fünften Typus: sie bestehen aus Theilen des Integuments, die mit dem Nervensystem verbunden sind und reichlich Pigment enthalten, ohne sonst irgend welche Struktureigenthümlichkeiten der Retinaaugen zu besitzen. Beispiele fehlen. Offenbar entspricht der Typus 1 dem D und zum Theil C von JOH. MÜLLER, 2 vermag ich nicht unterzubringen, 3 würde wohl mit einem Theil von C, 4 mit B und 5 mit A zusammenfallen.

CARRIÈRE (1885), der sehr fleißig über die Sehorgane der Thiere gearbeitet hat, ohne jedoch besonders viel Aufklärung in die noch dunkeln Gebiete seines Stoffes zu bringen, bleibt bei seiner Eintheilung, die sich auf die »durch die embryonale Anlage des Auges bedingte Anordnung der Sehzellen« stützt, also eine morphologische sein will, auf dem Standpunkte stehen, den schon 50 Jahre früher JOH. MÜLLER skizzirt hatte: er unterscheidet zwei Haupttypen: a) die Camera-obscura-Augen, bei denen die Retina die Wand einer Hohlkugel bildet und unter die Körperoberfläche eingesenkt ist, so dass die Achsen der Sehzellen distad konvergiren; solche findet er bei den Wirbelthieren, den Gastropoden, Heteropoden, Cephalopoden und vereinzelt bei marinen Borstenwürmern; es ist eine Vereinigung der Gruppen C zum Theil und D von JOH. MÜLLER, in so fern nicht glücklich, als die von dem großen Forscher morphologisch mit Recht besonders gestellten Augen der Wirbelthiere hier mit den Cameraaugen der Wirbellosen zusammengeworfen werden. b) die Fächeraugen, bei denen die erste Anlage nicht in einer Einstülpung, sondern in der Verdickung einer Stelle der Epidermis besteht und die Sehzellen distad divergiren: es sind die Komplexaugen der Crustaceen und Insekten, wobei die Augen der Isopoden als eine besondere Modifikation unterschieden werden; das ist also die Gruppe B JOH. MÜLLER's. Dazu unterscheidet er noch einige weitere Abtheilungen; von dem Typus a trennt er nämlich die einlinsigen, zweischichtigen Arthropodenaugen (Stemmata) als besonderen Typus c ab, welche nach dem Bau des fertigen Auges unbedingt zu den Cameraaugen gehören würden, aber wegen der wahrscheinlich ganz anderen Art der Embryonalanlage von jenen zu sondern sind. Dazu kommen aber, keinem dieser Typen einzureihen, die zahlreichen Formen von Sehorganen bei niederen Thieren, die auch unter einander abweichend gebaut sind (also die Gruppe A JOH. MÜLLER's): eine verbreitete, hierher gehörige Form ist der sogenannte x-förmige Pigmentfleck, der durch Zusammenrücken mehrerer sehr einfacher Augen entsteht, und bei Strudelwürmern, Egeln und niederen Crustaceen vorkommt. Schließlich erwähnt CARRIÈRE noch weiter »Lichtempfindungsorgane einfachster Art«, — Lichtsinneszellen im Epithel der Körperoberfläche und Sehgruben —, welche weit verbreitet sind, z. B. bei Lamellibranchiaten, Gastropoden, Cölenteraten, Echinodermen, Würmern und Arthropoden. — CARRIÈRE hat also die Formen von Sehorganen, die ihn eigene und fremde Untersuchungen noch kennen lehrten, zu denen, die schon JOH. MÜLLER kannte, nicht in das System eingeordnet oder dasselbe auf Grund der vermehrten Kenntnisse modificirt, sondern er bringt sie einfach als Anhang. Eine Verbesserung der Eintheilung JOH. MÜLLER's kann man das sicher nicht nennen.

Auch weiterhin blieb dann JOH. MÜLLER's Eintheilung, zum Theil in der Umschreibung CARRIÈRE's, die maßgebende. So unterscheidet CLAUS in seinem Lehrbuch der Zoologie zwei Augenformen, das Facettenauge und das Camera-obscura-Auge, »von den einfachsten

Augen, wie sie bei Würmern und niederen Krebsen vorkommen, abgesehen«.

Erst Hatschek hat in seinem Lehrbuch, wie in so vielem Anderen so auch hier, einen Schritt vorwärts gethan. Vor Allem unterscheidet er von vorn herein zwischen einer physiologischen und einer morphologischen Eintheilung der Augen. Das ist von großer Wichtigkeit. In der Carrière'schen Eintheilung z. B. ist die Gruppe der Cameraaugen eine physiologische und keine morphologische, obwohl sie nach dem Eintheilungsprincip, das ihr zu Grunde gelegt wird, durchaus morphologisch sein sollte — aber die Vereinigung der Wirbelthieraugen mit den Blasenaugen der Anneliden und Mollusken kann sich nur auf ihre Funktionsweise gründen, die Entwicklung dieser Augenformen ist verschieden. Die physiologische Eintheilung Hatschek's wollen wir weiter unten besprechen; die morphologische unterscheidet folgende Abtheilungen: 1) Napfaugen, grubenförmige Einsenkungen des Epithels; 2) Blasenaugen, vom Epithel abgeschnürte Einstülpungen (so bei Mollusken, Anneliden, *Peripatus*; auch das Pinnealauge der Wirbelthiere stellt er hierher); 3) inverse Blasenaugen, bei den Wirbelthieren, *Pecten* und *Onchidium* (eine morphologisch recht unglückliche Zusammenstellung) und 4) zusammengesetzte Augen, zu denen außer den Fächeraugen der Arthropoden auch die mittleren Napfaugen des Skorpions gestellt werden — nach seiner Auffassung, dass die ersteren durch Zusammentreten von Einzelaugen, wie sie die Myriapoden haben, entstanden seien, hätte Hatschek dieselben als Unterabtheilung zu 1 stellen sollen. Auf die morphologische Vergleichung der Turbellarienaugen muss Hatschek wegen der noch ungenügenden Erkenntnis derselben verzichten.

Auf Grund der Kenntnisse, die wir über den Bau zahlreicher Augenformen bei niederen Evertebraten, die meinen Vorgängern nur ungenügend bekannt waren, neuerdings erlangt haben, will ich im Folgenden versuchen, eine neue morphologische Eintheilung der Sehorgane zu geben. Zuvor müssen jedoch die Eintheilungsprincipien einer näheren Erörterung unterzogen werden.

Das allen Sehorganen gemeinsame Element ist, wie wir schon zu Anfang feststellten, die Sehzelle; diese enthält die recipirenden Endeinrichtungen. Wenn wir nun in der Beschaffenheit der recipirenden Endapparate durchgreifenden Verschiedenheiten begegnen, so müssen diese natürlich das Hauptprincip für die Eintheilung der Augen bilden. Nun haben wir schon erörtert, dass in bei Weitem den meisten Sehzellen die Endorgane von einer und derselben Art sind, nämlich freie Neurofibrillenenden, dass es daneben aber noch einige wenige Formen giebt, bei denen die Sehzellen gleicherweise einen im Innern des Plasmas gelegenen Körper enthalten, den wir vorläufig Phaosom nannten. Das lässt uns zwei Hauptabtheilungen unter den Sehorganen machen, nämlich A) solche mit Sehzellen, in denen die recipirenden Endorgane freie Neurofibrillenenden sind, und B) solche, deren Sehzellen Phaosomen enthalten. Da es aber keineswegs ausgeschlossen ist, dass der Nachweis der Neurofibrillenanordnung in diesen letzteren Sehzellen noch eine Einordnung dieser Sehorgane in die erste Abtheilung gestattet, so ist die Gruppe B als eine provisorische anzusehen. Im Übrigen wäre es durchaus nicht undenkbar, dass der Vorgang der Lichtreception in zwei morphologisch verschieden ausgestatteten Zellgebilden mit gleichem Erfolge stattfinden könnte — wie ja auch die Chordotonalorgane der Insekten und die Hörorgane der höheren Vertebraten nach ganz verschiedenen Principien gebaut sind.

Unter der höchst wahrscheinlich berechtigten, wenn auch nicht für alle Fälle bewiesenen Annahme, dass alle Sehzellen ektodermaler Abkunft sind, wird weiterhin zu berücksichtigen sein, wie sich dieselben zu ihrem Mutterboden, den ektodermalen Epithelien der Körperoberfläche und des Nervenrohrs (bei Chordaten), verhalten. Entweder bleiben sie in dem Verband des Epithels wie die indifferenten Epithelzellen, d. h. sie reichen mit ihrem distalen Ende ganz bis an die äußere Begrenzung des Epithels — über welche sie in besonderen Fällen sogar noch Fortsätze (Stäbchen) hinaussenden können — dann sind sie selbst Epithelzellen geblieben, wir bezeichnen sie als epitheliale Sehzellen. Auch wenn die Sehzellen mit ihren proximalen Enden nicht so weit reichen, wie die übrigen Epithelzellen, muss man sie doch als solche auffassen, wie man ja auch in den Sinnesepithelien der Coelenteraten die Sinneszellen, deren proximales Ende in eine intraepitheliale Nervenfaser übergeht, den Epithelzellen zuzählt; eben so bleibt ihr Charakter als Epithelzelle unbeeinträchtigt, wenn sie über die basalen Enden der indifferenten Zellen hinausragen, wie das für die Sehzellen in der Cephalopoden-Retina v. LENHOSSÉK und ich festgestellt haben. Es ist ja auch bei vielen Epithelien so, dass nur eine distale, nicht aber auch eine proximale scharfe Grenze vorhanden ist, bis zu welcher die einzelnen Zellen reichen, z. B. bei Hirudineen, Trematoden und Cestoden. — Wenn dagegen eine Sehzelle mit ihrem distalen Ende nicht bis an die distale Grenze des Epithels reicht, übrigens aber zwischen den Epithelzellen liegt, so ist sie keine eigentliche Epithelzelle mehr, sie ist innerhalb des Epithels gleichsam versenkt, proximad verschoben: wir bezeichnen sie als intraepitheliale Sehzelle. Wenn dieser gleiche Vorgang, der eine ursprünglich epitheliale Sehzelle zur intraepithelialen werden lässt, noch weiter fortschreitet, so verlässt die Sehzelle den Bereich des Epithels vollkommen: sie wird zur subepithelialen Sehzelle. Dass die beiden Vorgänge, welche zur Bildung von intra- und subepithelialen Sehzellen führen, wirklich nur verschiedene Stufen der gleichen Reihe sind, geht deutlich daraus hervor, dass wir verschiedentlich bei dem gleichen Thier intraepitheliale und subepitheliale Sehzellen neben einander finden, so bei den Capitelliden (V, p. 478 f.) und bei den Lumbriciden (I).

Somit haben wir als weitere Eintheilungsprincipien: 1) Sehzellen epithelial; 2a) Sehzellen intraepithelial; 2b) Sehzellen subepithelial.

Damit ergeben sich vier bezw. sechs Rubriken, in welche sich alle uns bekannten Sehorgane einordnen lassen. Innerhalb derselben können wir nun wieder Unterabtheilungen machen, die je nach den betreffenden Augenformen bald auf diese, bald auf jene Merkmale sich stützen. Ein Blick auf die Tabelle auf p. 620 zeigt, dass die mit einander verwandten Augenformen bei dieser Art der Eintheilung durchaus bei einander bleiben, ein Beweis, dass die Anordnung keine künstliche ist, sondern den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entspricht.

Die erste Abtheilung (A 1) umfasst die Sehorgane mit epithelialen Sehzellen, in denen freie Neurofibrillenendigungen als recipirende Endorgane vorhanden sind. Hier können wir zwei Unterabtheilungen machen mit Rücksicht auf die Lage dieser Neurofibrillenenden in der Zelle (ich knüpfe dabei an Bemerkungen an, die ich oben p. 607 zur Definition des Ausdrucks »Stäbchen« gemacht habe): es sind entweder α) die Neurofibrillen in der Zelle so angeordnet, dass ihre Enden nicht einfach anatomisch vom Rest des Zellkörpers abgetrennt werden können (wir haben sogenannte »innere Stiftchensäume«), oder aber es sind β) Stäbchen vorhanden.

In der ersten Gruppe haben wir nur eine beschränkte Anzahl von Sehorganen: es sind vor Allem diejenigen einiger limivorer Anneliden, epitheliale Ocellen mit einer Sehzelle und Einzellinse (V, p. 499 ff.). Über ihr Verhältnis zu einander habe ich mich schon a. a. O. genauer ausgesprochen: im einfachsten Falle finden wir verstreute Zellen, jede in ihrer Pigmentröhre (*Dasychone*, *Leptochone*, *Myxicola*), oder die Ocellen stehen zu mehreren bei einander, durch indifferente Epithelzellen mehr oder weniger weit getrennt, und sind

Morphologische Eintheilung der Sehorgane.

<table>
<tr><th></th><th colspan="5">1) mit epithelialen Sehzellen.</th><th colspan="2">mit
2) a. intraepithelialen und b. subepithelialen Sehzellen.</th></tr>
<tr><td rowspan="8">A. Sehzellen mit freien Neurofibrillenenden.</td><td colspan="2">α. Sehzellen einzeln; keine vom Zellkörper gesonderte Stäbchen (epitheliale Ocellen mit Einzellinsen) (V, p. 499 ff.)</td><td>Ocellen einzeln oder gehäuft
Ocellen zu Komplexaugen vereinigt</td><td colspan="2"><i>Dasychone</i>, <i>Leptochone</i>, <i>Myxicola</i>, <i>Hypsicomus</i>.
<i>Sabella</i>, <i>Branchiomma</i>; <i>Arca</i>, <i>Pectunculus</i>.</td><td>α. Sehzellen bilden sekundäre Epithelien:
Asteriden
(<i>Charybdea</i>?)</td><td></td></tr>
<tr><td colspan="5">β. Sehzellen mit einem vom Zellkörper anatomisch trennbaren Stäbchen, das meist an dem, dem Nervenfortsatz entgegengesetzten Ende der Zelle steht:
Sie kommen vor in folgenden Modifikationen:</td><td colspan="2">β. Sehzellen bilden keine sekundären Epithelien, höchstens Scheinepithelien, meist primär invertirt, zuweilen durch Reversion vertirt.</td></tr>
<tr><td>bei</td><td>Flachaugen</td><td>Grubenaugen</td><td>vertirte Blasenaug.</td><td>invertirte Blasenaug.</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="2">Anneliden</td><td rowspan="2">Segmentale Ocellen von <i>Eunice viridis</i></td><td rowspan="2">Viele sedentare (z. B. <i>Chaetopterus</i>) und eine Anzahl Raubanneliden (z. B. <i>Syllis</i>)</td><td rowspan="2"><i>Nereis</i>, <i>Alciopiden</i>.</td><td rowspan="2">—</td><td><i>Trochophora</i>-Larve (<i>Aurelia aurita</i>)</td><td>Plathelminthen, Nematoden, Chätognathen.</td></tr>
<tr><td colspan="2">Capitelliden.</td></tr>
<tr><td>Mollusken</td><td>—</td><td>Kopfocellen der Muscheln, Ocellen am Mantelrand v. <i>Lima</i>; <i>Patella</i>, <i>Haliotis</i> etc., <i>Nautilus</i>.</td><td>Meiste Gastropoden; dibranchiate Cephalopod.</td><td><i>Pecten</i>, <i>Spondylus</i>; <i>Onchidium</i>.</td><td><i>Amphioxus</i></td><td>Viele limivore Anneliden; <i>Ophryotrocha</i>. (Hirudineen.) Medianauge d. Crustaceen. Eucephale Dipterenlarven.</td></tr>
<tr><td>Arthropoden</td><td><i>Machilis</i>-Stemmata</td><td>Ocellen der Myriapoden u. Insektenlarven, Stemmata d. Insekten, Seitenaugen der Skorpione u. Komplexaugen aller Arthropoden</td><td><i>Peripatus</i>; (Stemmata v. <i>Anabolia</i>) (Nebenaugen d. Spinnen?)</td><td>Mittelaugen d. Skorpione; Hauptaugen d. Spinnen.</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td colspan="5">Hierher gehören wahrscheinlich auch die intracerebralen Sehorgane der Ascidienlarven und Vertebraten.</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>B. Sehzellen mit Phaosomen.</td><td colspan="5">Salpen? (nach Göppert)</td><td colspan="2">Naideen;
Lumbriciden.</td></tr>
</table>

so angeordnet, dass ihre Achsen nach außen divergiren (auf den Kiemen von *Vermilia*, *Hypsicomus*, *Protula*), oder es sind ihrer zahlreiche zu einem funktionell einheitlichen Komplexauge vereinigt (Kiemenaugen von *Sabella* und *Branchiomma*). Hierher gehören auch die ganz ähnlich gebauten Komplexaugen am Mantelrand von *Arca* (VI, p. 380) und *Pectunculus*, die freilich einstweilen bei den Mollusken noch völlig isolirt dastehen.

Die Sehorgane mit stäbchentragenden epithelialen Sehzellen (A 1 β) sind diejenigen, denen sich bisher die Aufmerksamkeit der Untersucher am meisten zugewendet hatte; in der morphologischen Eintheilung Hatschek's sind sie allein berücksichtigt, und von Joh. Müller's Abtheilungen gehören die Typen B, C und D ganz daher, während der Typus A in seiner Unbestimmtheit auch noch manche hierher zählende Formen umfasst. Sehzellen dieser Art kommen, so weit wir wissen, nie vereinzelt, sondern stets nur in größeren Verbänden vor, in denen sie allein, oder untermischt mit indifferenten Epithelzellen stehen. Diese recipirenden Epithelien (Retinae) sind nun in verschiedener Weise angeordnet: sie zeigen entweder gar keine Verschiebung im Vergleich zum benachbarten Körperepithel, sondern liegen mit ihm in der gleichen Ebene (z. B. Stemmata von *Machilis*): wir nennen diese Form Flachaugen; oder sie sind grubenförmig mehr oder weniger tief eingesenkt (z. B. Ocellen von *Patella*): Grubenaugen; oder durch fortschreitende Verengerung der Einsenkungsöffnung ist es zu einer Abschnürung des eingesenkten Epithels von der Oberfläche gekommen, so dass wir eine vollkommene Blase mit epithelialer Wandung unter dem glatt darüber hinziehenden Körperepithel haben: Blasenaugen. Solche Blasenaugen können wieder in so fern Verschiedenheiten zeigen, dass entweder die proximale dem Licht abgekehrte, oder die distale Wandung der Blase die lichtrecipirenden Zellen enthält; im ersten Falle haben wir vertirte, im letzteren invertirte Blasenaugen. — Wir können aber die hierher gehörigen Sehorgane nicht mit Rücksicht auf diese Verschiedenheiten anordnen: wir würden sonst verwandte Augenformen, wie die Augen von *Eunice* und *Nereis* bei den Anneliden, oder die von *Haliotis* und *Murex* bei den Gastropoden, von einander trennen und zu gesonderten Abtheilungen stellen. Vielmehr theilen wir am besten nach den Thiergruppen ein, bei denen diese Formen vorkommen: das sind Anneliden, Mollusken, Arthropoden und Vertebraten. Wir können dann oft mehrere der vier Modifikationen in der gleichen systematischen Abtheilung neben einander finden, unabhängige Entwicklungsreihen in gleicher Richtung.

Es ist fraglich, ob wir die Ocellen von *Eunice viridis*, dem Palolowurm (V, p. 459) hierher stellen dürfen; denn wie schon oben (p. 607) bemerkt, sind bei ihm nicht eigentlich »Stäbchen« vorhanden: die Neurofibrille durchzieht die langgestreckte Sehzelle in ihrer ganzen Ausdehnung und verdickt sich gegen das Ende hin ganz allmählich, ohne dass man sagen könnte, dass von einer bestimmten Stelle an ein Stäbchen beginne. Wollen wir aber unter der Annahme, dass das distale Ende der Sehzellen ohne bestimmte Abgrenzung hier als Stäbchen gelte, diese Form hier einordnen, so können wir sagen, dass dies unter den Anneliden das einzige Sehorgan mit epithelialen, stäbchentragenden Sehzellen ist, welches auf der primitivsten Stufe der Entwicklung, derjenigen der Flachaugen, stehen geblieben ist. — Grubenförmig eingesenkte Sehepithelien finden wir bei vielen Polychäten, besonders bei sedentaren, wo sie am Kopfende zu beiden Seiten des Gehirns stehen und mehr oder weniger tief sich von der Oberfläche entfernt haben; ich konnte sie nachweisen bei den Chätopteriden, bei *Branchiomma* und einigen Verwandten, und bei *Siphonostoma diplochaetos* (V, p. 491 ff.). Nicht völlig geschlossene Gruben bilden auch die Kopfaugen bei einigen Raubanneliden, wie zuerst GRABER nachgewiesen hat: bei *Eunice*, *Syllis*, *Hesione*, *Phyllodoce*, *Onuphis* u. A. steht die äußere Cuticula mit der Füllmasse des Auges noch durch einen mehr oder weniger dicken Zapfen in Verbindung, welcher den Rest der Einstülpungsöffnung ausfüllt. Bei *Nereis cultrifera* ist die Blase völlig geschlossen (V, p. 449), aber die Verschlussstelle lässt sich noch deutlich an der Richtung der umgebenden Zellen erkennen, und die Epithelialauskleidung steht noch in ununterbrochenem Zusammenhang mit der äußeren Haut. Bei den Alciopiden schließlich ist die Abschnürung ganz vollendet.

Bei den Mollusken haben wir eine ähnliche Entwicklungsreihe, die schon länger bekannt ist. Auf der Stufe der Flachaugen ist allerdings hier, so weit unsere Kenntnis reicht, keine Form stehen geblieben. Dagegen haben wir zahlreiche Beispiele von Grubenaugen: ich weise zunächst hin auf die von PELSENEER entdeckten Kopfaugen der Lamellibranchiaten, wobei ich es für wahrscheinlich halte, dass der Glaskörper PELSENEER's ganz oder theilweise von den Stäbchen der Sehzellen gebildet wird (ihre Homologie mit den Kopfaugen anderer Mollusken wird allerdings von dem hervorragenden Kenner dieses Thierkreises verneint); ferner gehören daher die Grubenocellen am

Mantelrande verschiedener *Lima*-Arten, weiter die bekannten »Molluskenaugen von embryonalem Typus« FRAISSE's, wie sie zahlreichen Gastropoden (*Patella*, *Nacella*, *Fissurella*, *Haliotis*, *Margarita*, *Trochus*) zukommen, und schließlich auch das Auge von *Nautilus*. Die Augen der übrigen Gastropoden sind Blasenaugen. Dieser Typus erreicht seine höchste Entwicklung im Auge der dibranchiaten Cephalopoden.

Die Vergleichbarkeit der Augen der Gastropoden unter einander und mit denen der Cephalopoden ist von GRENACHER (1874, 1886, p. 53 ff.) auf das Überzeugendste dargelegt worden. Ich schließe mich seiner Auffassung völlig an, möchte aber hier zu diesem Punkte eine Bemerkung über die Linse der Cephalopoden einschieben. GRENACHER rechnet dieselbe zum Emplem, und betrachtet als Emplemzellen alle Zellen der Augenblase, welche nicht Sehzellen sind, als Emplembildungen alle Produkte solcher Zellen. Nun hat eine Untersuchung der Cephalopodenlinse, welche in dem hiesigen zoologischen Laboratorium durch Herrn Dr. CHR. HOLLERBACH ausgeführt wurde, den unzweideutigen Beweis erbracht, dass dies Gebilde nicht, wie bisher angenommen wurde, ein Sekretionsprodukt ist, sondern dass die Fasern, welche es zusammensetzen, umgewandelte Zellen des Corpus epitheliale sind und unter Umständen einen Kern erkennen lassen, also sich ganz ähnlich verhalten wie die Linsenfasern bei den Wirbelthieren (ich theile dies mit Einwilligung des genannten Herrn mit). Während also andere Emplembildungen Sekretionsprodukte der betreffenden Zellen sind, nimmt die Linse der Cephalopoden eine Sonderstellung ein, indem sie ein Umbildungsprodukt von Zellen der Augenblase (und des diese außen überziehenden Körperepithels) ist. Sie lässt sich also mit der Linse der Gastropoden nicht vergleichen, auch wenn man von ihrer Zusammensetzung aus zwei Segmenten absieht.

Zu den Blasenaugen der Mollusken müssen wir wohl auch die Augen von *Pecten* stellen; denn die wahrscheinlichste Erklärung für ihre Entstehung ist die von BÜTSCHLI (1886), dass die Retina zusammen mit der hinter dem Tapetum gelegenen Pigmentzellschicht eine durch Einstülpung entstandene Blase bildet, bei der in diesem Falle die distale Wand, nicht wie bei den Gastropoden die proximale, zum lichtrecipirenden Epithel geworden ist. Nach SEMPER's Abbildung des *Onchidium*-Auges zu urtheilen, würde die gleiche Erklärung auch für dieses passen. Die Inversion der Retina bildet keinen Grund, diese Augenformen mit dem Vertebratenauge zusammenzustellen (HATSCHEK), bei welchem die gleiche Anordnung der Sehzellen zum Licht ganz anders zu Stande kommt.

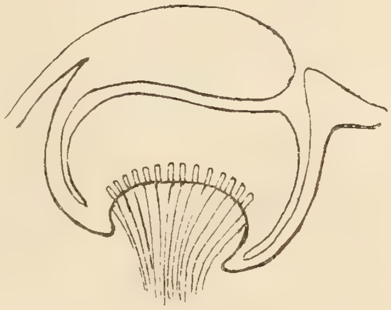
Bei den Arthropoden haben wir eine entsprechende Reihe epithelialer Augen, welche alle das Gemeinsame haben, dass die recipirenden Endorgane in den Sehzellen Stiftchensäume sind, welche in verschiedener Weise an der Zelle angebracht entweder allein das Stäbchen bilden, oder doch in dem Stäbchen enthalten sind wie bei

Scolopendra oder in den Stemmata von *Helophilus*. Einzelne Neurofibrillen kommen hier nirgends im Stäbchen vor, Gebilde wie die Neurofibrillenpinsel nur in den Sehzellen der Nebenretina des *Vespa*-Stemmas. Nicht in diese Abtheilung zu rechnen sind die Mediangaugen der Crustaceen und die Larvenocellen der eucephalen Fliegenlarven.

Auf der Stufe der Flachaugen stehen nur die Stirnaugen (Stemmata) von *Machilis*, wie sie von OUDEMANS entdeckt und von mir genauer beschrieben sind (VII, p. 376). Die allermeisten Arthropodenaugen sind Grubenaugen. Hierher gehören also alle Ocellen der Myriopoden, auch wenn sie »zweischichtig« sind wie bei *Lithobius* — letztere freilich nur dann, wenn meine Vermuthung richtig ist, dass die unter der Cornealinse vor der Grubenöffnung gelegenen Zellen durch Auswanderung aus dem benachbarten Epithel und nicht durch Faltenbildung dahin gelangt seien, was noch entwicklungsgeschichtlich zu beweisen wäre. Es sind ferner hierher zu stellen die Ocellen der Insektenlarven, die Stemmata der Insekten mit ihrer sekundären Zweischichtigkeit, die Seitenaugen der Skorpione und die Ocellen (Ommata) der Apterygoten. Aber auch die Komplexaugen der Insekten müssen wir hier unterbringen, obwohl bei ihrer Embryonalanlage keine Spur von grubenförmigen Einsenkungen zu sehen ist: morphologische Gründe nöthigen uns, jedes Omma eines solchen Komplexauges einem solchen der Apterygoten und schließlich dem Grubenocell eines Myriopoden zu homologisiren; die Einstülpung, von der noch Spuren in der gegenseitigen Lage der Sehzellen bei Periplaneta übrig sind, ist in der Entwicklung gänzlich unterdrückt (VII, p. 448). Es ist von HATSCHEK, der ja ähnlichen Anschauungen huldigt, eine Inkonsequenz, wenn er in der morphologischen Eintheilung der Sehorgane für die Komplexaugen der Arthropoden einen besonderen Typus schafft, während sie doch seinem Typus 1 zuzuweisen wären.

Blasenaugen von der Entwicklung, wie wir sie bei den Anneliden und Mollusken kennen lernten, giebt es bei den Arthropoden nicht, außer bei *Peripatus*. Vielleicht wären solche Augen, bei denen sich eine ringförmige Epidermisfalte über die Retina hinwegwölbt, wie im Stemma von *Anabolia* (VII, p. 389), hierher zu rechnen. Als Blasenaugen aber, welche analog gebildet sind wie diejenigen von *Pecten*, bei denen also von einer Epidermiseinstülpung, die nicht senkrecht zur Epidermis sondern schräg zu ihr eingesenkt ist, die distale Epithellamelle zum lichtrecipirenden Epithel wird, müssen wir die Mittelaugen der Skorpione und die Hauptaugen der Spinnen auffassen. Das Lumen der Blase ist allerdings verschwunden, und die distale Wand derselben hat sich dicht unter die ihr zunächst gelegene Epidermisstrecke gelegt, und damit ist das Aussehen eines Blasenauges äußerlich verwischt; aber die Entwicklungsgeschichte zeigt auf das deutlichste, dass diese Augen so aufzufassen sind, wie es hier geschehen ist.

Nach den Untersuchungen von HENTSCHEL (vgl. nebenstehende Textfig. 4) müssten die Nebenaugen der Spinnen als vertirte Blasenaugen angesehen werden, also mit den Stemmata von *Anabolia* in die gleiche Abtheilung gestellt werden. HENTSCHEL's Darlegungen und Abbildungen haben viel Überzeugendes; Zweierlei aber bleibt mir unaufgeklärt: einmal ist der Glaskörper, die corneagene Schicht, im fertigen Auge ganz eben so gebaut wie in den Hauptaugen, soll aber aus einer doppelten Zelllamelle hervorgehen, und dann ist es mir nicht einleuchtend, dass bei der Retina, deren freie Zellenden nach HENTSCHEL distad schauen, die Stäbchen an dem basalen, die Nervenfasern an dem freien Zellende ansetzen sollen. Für die Retina der Hauptaugen giebt ja HENTSCHEL den Ansatz der Nervenfasern bei der Augenanlage am basalen, hier distalen Zellende an, und wenn sie beim fertigen Auge proximal ansetzen, so hat das wahrscheinlich seinen Grund in einer Umorientirung der Sehzellen, wie sie ja auch für das Skorpionsauge angenommen werden muss. Als Zeichen, dass eine solche Umorientirung in der That stattgefunden hat, führe ich eine Beobachtung an, die ich im Hauptauge von *Epeira* machen konnte: im rostralen Theile desselben setzt sich der Körper einiger Sehzellen an das distale Ende des zugehörigen Stäbchens an, so dass das Stäbchen gegen seine Sehzelle abgebogen erscheint wie ein Schneeglöckchen gegen seinen Stiel: eine solche Zelle kann man als noch nicht vollkommen umorientirt auffassen. Ähnliche Umordnungen, wodurch vorher invertirte Zellen so gerichtet werden, dass sie ihre Stäbchen dem einfallenden Lichte zukehren, also nach BEER's Ausdruck vertirt sind, werden wir von Turbellarien und Hirudineen unten noch zu besprechen haben; ich bezeichne sie als Reversion. Wenn also bei den Skorpionen und den Hauptaugen der Spinnen eine Reversion stattgefunden hat, so ist es immerhin fraglich, ob auch Fälle vorkommen, wo ursprünglich vertirte Sehzellen zu invertirten werden, wie das ja bei den Nebenaugen der Spinnen anzunehmen ist, wenn man HENTSCHEL's Darstellung der Entwicklung zustimmt.



Textfig. 4.

Ob wir in diese Abtheilung, zu den Sehorganen mit epithelialen stäbchentragenden Sehzellen (A 1 β) auch das Auge der Wirbelthiere stellen dürfen, hängt davon ab, ob in den Stäbchen hier wirklich freie Neurofibrillenenden vorhanden sind. Bisher liegen darüber bestimmte Ergebnisse nicht vor, und meine eigenen Untersuchungen haben mich noch zu keinem sicheren Resultat geführt, obgleich ich eine Anzahl meiner Beobachtungen dahin zu deuten geneigt bin.

In so fern also können wir die Wirbelthieraugen hier nur vorläufig unterbringen. Sollten sich die gesuchten Strukturverhältnisse dort nachweisen lassen, so gehört dieses Auge zweifellos hierher. Aber wir können es nicht ohne Weiteres als Blasenauge auffassen und mit den entsprechenden Augen der Mollusken und Anneliden auf die gleiche Stufe stellen, wie Carrière und eben so wenig mit Hatschek sie als inverse Blasenaugen mit den Augen von *Pecten* und *Onchidium* für morphologisch gleichwerthig erklären. Zwar bildet das Auge der Wirbelthiere zeitweilig eine Blase, die primäre Augenblase, aber das ist ein vorübergehender Zustand, der durch Einstülpung des distalen Theiles der Blase in den proximalen hinein, eben so verdrängt wird, wie bei den Blasenaugen der Zustand eines Grubenauges, den sie durchlaufen. Ob aber die primäre Augenblase wirklich eine palingenetische Bedeutung hat, derart, dass sie als Wiederholung eines Blasenauges aufzufassen wäre, welches vor der Einsenkung des Gehirntheiles bei einem alten Vertebratenahn eine ähnliche Bildung und Stellung hatte, wie die Kopfaugen bei den Raubanneliden, das ist wohl kaum zu entscheiden. v. Kennel (1891) hat ja eine solche Auffassung zu vertheidigen gesucht, der geringe Beifall aber, den seine Darlegung gefunden hat, überhebt mich einer eingehenden Besprechung der Gegengründe; die größte Schwierigkeit — und ich halte sie für unüberwindlich — ist die, dass bei so hoher Ausbildung der ursprünglich äußeren Augen, wie v. Kennel sie annimmt, nach der Einbeziehung derselben in den eingestülpten Gehirnbezirk, das Licht die Retina von der bisher proximalen Seite treffen musste und daher durch das Pigment in derselben verhindert war, zu den Stäbchen zu gelangen. An v. Kennel's Darlegungen ist aber sicher das Eine annehmbar, was schon lange vorher Grenacher (1874) und Gebrüder Hertwig (1878) ausgeführt haben, dass die Sehorgane beim Vertebratenahn schon vor der Einstülpung des Gehirnbezirkes zum Nervenrohr auf diesem Bezirk gelegen waren und nun sekundär ins Innere des Körpers verlagert wurden, wodurch bei kleinen und durchsichtigen Thieren eine Beeinträchtigung ihrer Funktion nicht bewirkt wurde. Haben wir ja doch auch bei anderen Chordaten, bei *Amphioxus* (IV) und den Ascidienlarven, Sehorgane, die dauernd in den Wänden des Nervenrohres liegen. Erst als der Körperumfang der Thiere zunahm und das Gehirn mit einer Schutzhülle umgeben wurde, wodurch der Lichtzutritt zu einem intracerebralen Sehorgan mehr und mehr erschwert werden musste, konnte ein solches Organ nur funktionsfähig bleiben, wenn es wiederum in die Nähe der Körperoberfläche gelangte, und dies konnte durch Wiederausstülpung des betreffenden Theiles der Gehirnwandung geschehen. Wenn man diese Auffassung annimmt, so ist zur Erklärung der Vorgänge bei der Entwicklung, speciell der Entstehung der primären Augenblase, nicht nöthig, dass schon von vorn herein ein Grubenauge oder gar ein Blasenauge vorhanden sei. Ich halte das Letztere aus dem oben angeführten Grunde sogar für ausgeschlossen; auch bei einem Flachauge wäre das Pigment den von der gleichen Seite, also bei dem linken Auge von links, bei dem rechten von rechts eindringenden Lichtstrahlen hinderlich gewesen, wenn die Retina desselben Pigment enthielt. Schon früher (V, p. 495) habe ich darauf hingewiesen, dass wir bei *Branchiomma* ein Sehorgan finden, welches den Anforderungen genügt, die an das Sehorgan des Wirbelthierahns zu stellen wären: ein sackförmig eingestülptes Grubenauge, dessen eine Fläche pigmentirt ist, während die gegenüber liegende, aus Sehzellen bestehende, von Pigment frei ist (V, Fig. 53—55); eine pigmentfreie Retina aber ist ja die Grundbedingung für das Eintreten der Inversion ohne funktionelle Störung. Doch ist eine auch nur einigermaßen wahrscheinliche Vermuthung durch den Mangel aller Anhaltspunkte ausgeschlossen. Um Missverständnissen vorzubeugen will ich jedoch noch hinzufügen, dass ich weit entfernt bin von der Behauptung, es sei nun gerade *Branchiomma* oder eine ähnliche Form als specieller Vertebratenahn anzusehen; wenn man die »Annelidenhypothese« für die Abstammung der Vertebraten annimmt, so sind immerhin sowohl die Raubanneliden wie die Röhrenanneliden viel zu sehr specialisirt, als dass man sie als Vertebratenahnen bezeichnen könnte. Eine »indifferentere« Annelidenform aber gehört vielleicht in diese Vorfahrenreihe, und im Zusammenhang damit ist es nicht unwichtig, dass wir jenes Sehorgan gerade bei einem Anneliden finden.

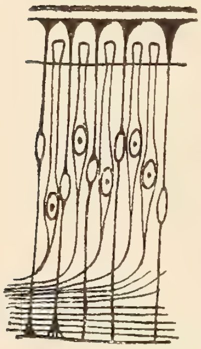
Bei der morphologischen Vergleichung der Wirbelthierretina mit derjenigen der Wirbellosen dieser Abtheilung dürfen wir nicht bloß das Neuroepithel der ersteren in Betracht ziehen. Die Wirbelthierretina geht aus einem einschichtigen Epithel hervor und bleibt auch später ein solches, indem die Müller'schen Zellen noch als in ihren Lagebeziehungen unveränderte Epithelzellen von der Oberfläche (M. limitans externa) bis zur Basalmembran (M. limitans interna) reichen; dass zwischen den basalen Enden dieser Zellen intraepitheliale Zellen und Nervenfasern eingeschaltet sind, kann den morphologischen Charakter der Retina als einschichtiges Epithel eben so wenig beeinträchtigen wie das gleiche Verhalten in den Sinnesepithelien der

Cölenteraten und Echinodermen. Physiologisch dagegen ist natürlich ein beträchtlicher Unterschied vorhanden.

Die epithelialen, im Innern des Nervenrohres gelegenen Sehorgane der Ascidienlarven gehören vielleicht ebenfalls hierher; doch bedarf auch bei ihnen die Beschaffenheit der Sehzellen noch der Aufklärung.

Bei den epithelialen Sehorganen begegnen wir in den meisten Fällen einer Verlagerung der Sehepithelien in die Tiefe, durch Gruben, oder Blasenbildung, und da, wo die Zellen oberflächlich liegen bleiben, wie bei der Abtheilung A 1 *α*, sind wenigstens die recipirenden Elemente der Oberfläche entrückt und gegen die Basis der Zelle verschoben. In anderer Weise wird das gleiche Ziel erreicht bei den intraepithelialen und subepithelialen Sehzellen (A 2 a und b): sie lösen sich aus dem Epithelverbande, speciell von der cuticularen Deckschicht los und entfernen sich von der Oberfläche.

Den epithelialen Sehorganen am ähnlichsten sind diejenigen Fälle (A 2 a *α*), wo viele benachbarte Sehzellen in gleicher Weise innerhalb des Epithels in die Tiefe sinken, während zwischen ihnen indifferente Epithelzellen stehen bleiben (vgl. nebenstehende Skizze, Textfig. 5), wie es für die Asteriden durch Pfeffer nachgewiesen wurde; sie behalten dabei ihre langgestreckte Gestalt ähnlich den benachbarten epithelialen Zellen bei, und indem ihre distalen Enden an der Basis der Stäbchen durch eine Membrana limitans verbunden bleiben, bilden sie gleichsam einen zweiten Epithelverband im Epithel: man könnte von einem sekundären Epithel sprechen. Ja es verhält sich dieses sekundäre Epithel auch in so fern wie ein selbständiger Epithelverband, als es seinerseits im Innern des primären Epithels selbständige, grubenförmige Einstülpungen bildet, ohne dass jenes dabei afficirt wird: es stehen dann auf einem kleinen Bezirke eine Gruppe von Sehzellen ohne eingestreute indifferente Zellen bei einander, und nur auf sie erstreckt sich die Einstülpung; die umstehenden indifferenten Zellen beugen sich mit ihren distalen Enden über diese Gruppe herüber, so dass die Cuticula unverändert über die Stelle hinzieht; auf diese Weise entstehen die sog. »Augengruben« auf den »Augenpolstern.« Solche finden sich bei den meisten Formen; die gleichmäßige Vertheilung der Sehzellen über das ganze »Augenpolster« findet Pfeffer nur bei *Astropecten pentacanthus* und *mülleri*.


Textfig. 5.

Mit Sicherheit können wir einstweilen nur die Asteriden hierher rechnen. Doch ist mir bei der Darstellung, welche E. W. Berger (1900) von der Retina des distalen Linsenauges bei *Charybdea* liefert, der Gedanke gekommen, es könne sich hier um ähnliche Verhältnisse handeln. Berger giebt an, dass die langen Pigmentzellen der Retina mit ihren Zellkörpern bis zwischen die Stäbchen reichen und von da mit einem langen, faserartigen Fortsatz den »Glaskörper« durchsetzen und sich bis zur Basalmembran der Linse erstrecken. Von dem proximalen Fortsatz dieser Zellen vermuthet Schewiakoff (1889) (der sie Stützzellen nennt), dass er bis zur Basalmembran des Sehepithels reiche, was allerdings Berger bestreitet, aber ohne diesen proximalen Theil der Zellen genau bis an sein Ende verfolgen zu können. Die Vermuthung Berger's über die Rolle dieser Zellen ist eine so sonderbare, dass sie kaum Beifall finden wird: weil die Fasern der langen Pigmentzellen bis zur Linse reichen, nimmt er an, dass die Linse accommodationsfähig sei, dass jene Zellen Ganglienzellen (allerdings sind dicht schwarz pigmentirte Ganglienzellen wohl kaum unmöglich, aber bisher noch nicht bekannt), ihre distalen Fortsätze Nervenfasern seien; die ganze Einrichtung soll einen Reflexmechanismus für die Linsenaccommodation vorstellen. All das zur Erklärung jener distalen Fortsätze der langen Pigmentzellen! Wäre da nicht die Annahme einfacher, dass die Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung indifferente pigmenthaltige Epithelzellen sind, die von der äußeren Oberfläche bis zur Basalmembran des Epithels reichen: dann läge die Oberfläche des Epithels der Linse direkt an; die Sehzellen wären, ähnlich wie bei den Echinodermen, innerhalb des Epithels verschoben, ihre Stäbchen lägen zwischen den distalen Enden der indifferenten Zellen. Was Berger als distale Grenze des Sehepithels angiebt, wäre dann eine Membrana limitans. Dass auch in Bezug auf die Anordnung der Nervenzüge die Echinodermen sich ähnlich verhalten wie die Cölenteraten, d. h. dass bei beiden die Nervenfasern zwischen den basalen Enden der Epithelzellen innerhalb des Epithels verlaufen, bestärkt mich in der Vermuthung, dass auch in anderer Beziehung die recipirenden Epithelien bei beiden Stämmen Ähnlichkeiten haben. Leider konnte ich, Mangels passenden Materials, meine Vermuthungen nicht am Objekt kontrolliren. Wenn sie sich bewahrheiteten, so hätten wir auch bei diesen sekundären Sehepithelien analoge Modifikationen wie bei den primären (A1 β), nämlich Flachaugen (*Astropecten pentacanthus* und *mülleri*), Grubenaugen (die anderen Asteriden) und Blasenaugen (*Charybdea*).

Eine sehr große Gruppe bilden diejenigen Sehorgane mit intraepithelialen und subepithelialen Sehzellen, welche sich zumeist als invertirte Pigmentbecherocellen darstellen, und als deren Typus ich die Ocellen von *Planaria torva* festhalten möchte (A2 β). Im Gegensatz zu der vorigen Gruppe bleiben die Sehzellen, auch wenn sie intraepithelial liegen, nicht in epithelähnlicher Anordnung und behalten die langgestreckte Gestalt nicht, in den meisten Fällen aber finden wir sie überhaupt nicht mehr im Epithel, sie liegen subepithelial; auch wenn sie dort sich zu epithelähnlichen Gruppen zusammenfinden, kann über ihre Zugehörigkeit zu dieser Abtheilung kein Zweifel sein, da es in der vorigen keine subepithelialen Modifikationen giebt, wie sich das nach der Charakterisirung jener Sehorgane als »Epithel im Epithel« von selbst versteht.

Meist stecken hier die Sehzellen in geringerer oder größerer

Zahl mit ihren, die lichtrecipirenden Endapparate tragenden Enden in einem aus besonderen Zellen bestehenden Pigmentbecher. Die Nervenfaser entspringt bei diesen Sehzellen von dem aus dem Becher hervorschauenden Ende: sie liegt also dem einfallenden Lichte näher als die recipirenden Endigungen, d. h. die Zellen sind invertirt; das ganze Organ hat Beer (1901) als invertirten Pigmentbecherocell bezeichnet. Doch ist weder das Vorhandensein des Pigmentbechers noch die Inversion ein nothwendiges Charakteristikum der hierher gehörigen Sehorgane: wir finden auch solche ganz ohne Pigment (z. B. die einzelnen Sehzellen bei vielen Hirudineen, oder die Sehorgane von *Dialychone acustica* [V, p. 487]), oder solche mit vertirten Sehzellen im Pigmentbecher, wovon weiter unten. Doch das sind Ausnahmen.

Die invertirten Pigmentbecherocellen haben eine sehr weite Verbreitung. Alle Sehorgane, die wir bei den Plathelminthen kennen, sind hierher zu zählen: also die Ocellen der Turbellarien, die x-förmigen Augenflecke der Trematodenlarven und die Ocellen der ausgebildeten ektoparasitischen Trematoden, die Ocellen der Nemertinen und wahrscheinlich auch diejenigen der Rotatorien. Ferner gehören hierher mit großer Wahrscheinlichkeit die Ocellen der Trochophoralarven und ähnlicher Larvenformen, sicher die Ocellen des Nauplius und die mit ihnen identischen Medianaugen vieler ausgebildeter Crustaceen; auch die Sehorgane der Chätognathen (vgl. oben) sind mit Sicherheit hierher zu stellen, vielleicht auch diejenigen der freilebenden Nematoden. Wenn wir ferner die »Radiärzone« Apáthy's in den Vacuolen der Sehzellen bei den Hirudineen als Stiftchensäume richtig gedeutet haben, so gehören hierher auch die Hirudineenocellen. Bei den Anneliden finden wir unter den Limivoren zahlreiche Formen, welche solche Sehorgane, zuweilen in sonderbar variirter Ausbildung, besitzen: so die Capitelliden, viele Terebelliden, Ampharetiden, Serpuliden, Spioniden, Ariciiden und Opheliaceen (V, p. 478 ff.); ferner sind sie bei *Ophryotrocha puerilis*, vielleicht auch bei *Tomopteris* vorhanden. Nach dem gleichen Plan sind die Ocellen der eucephalen Fliegenlarven gebaut. Schließlich sind die Ocellen im Rückenmark von *Amphioxus* ebenfalls hierher zu stellen.

Von diesen Sehorganen haben aber nur wenige eine intraepitheliale Lage: so die Pigmentbecherocellen in den Scheitelplatten der Trochophora und anderer Annelidenlarven (vgl. z. B. Häcker, 1896, p. 140). Auch die Ocellen im Rückenmark von *Amphioxus* müssen wir als intraepithelial betrachten; denn das Rückenmark geht hervor aus einem Rohr, dessen Wandung durch ein einschichtiges Epithel gebildet wird, und der Charakter der Einschichtigkeit wird ihm zeitlebens dadurch bewahrt, dass die Ependymzellen vom Centralkanal bis zur Oberfläche reichen und gleichsam indifferent gebliebene Epithelzellen darstellen, während die übrigen nach verschiedenen Richtungen differenzirt sind: die Verhältnisse liegen darin nicht viel anders als bei den nervösen Epithelien der Cölenteraten und Echinodermen, wo ebenfalls Nervenfasern, Ganglienzellen und recipirende Zellen innerhalb des einschichtigen Epithels zwischen den indifferenten Zellen liegen. Bei den Capitelliden sind ebenfalls zahlreiche intraepitheliale Pigmentbecherocellen vorhanden; an den Stellen jedoch, wo das Gehirn mit der Epidermis zusammenhängt, sind sie in das letztere eingewandert und somit subepithelial geworden.

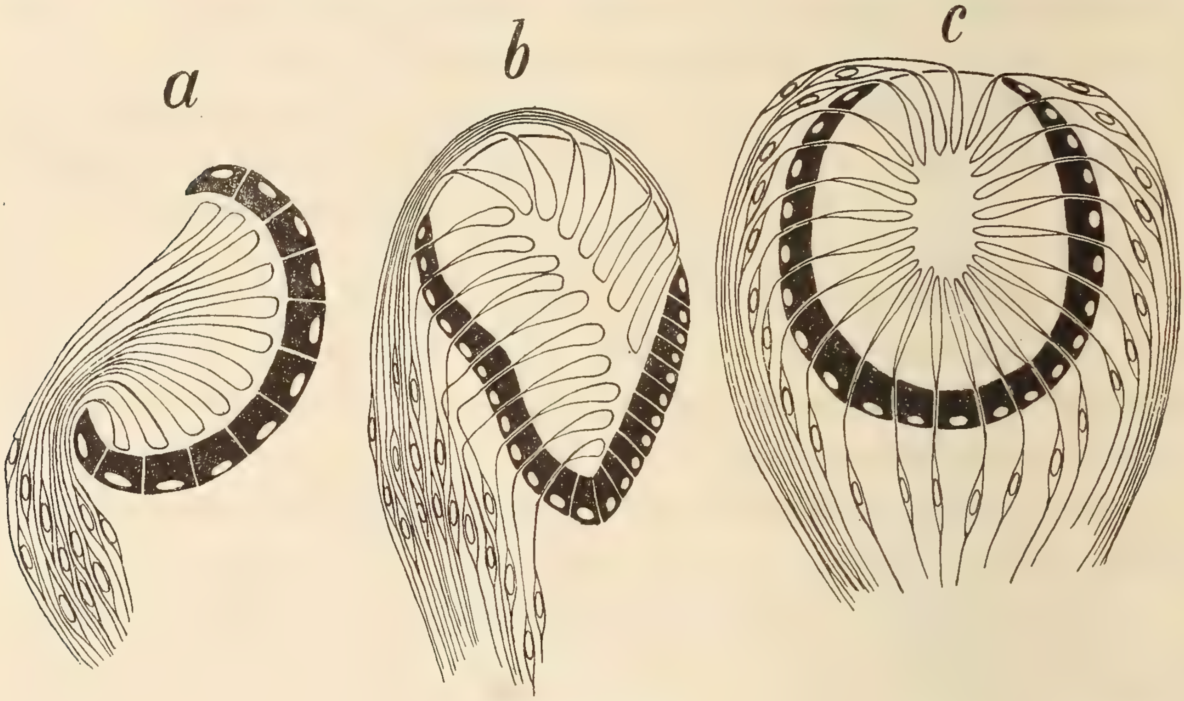
Vielleicht haben wir noch einen Fall von intraepithelialen Sehzellen dieses Typus (A 2 a β) in den »Becheraugen« auf dem Randkörper von *Aurelia aurita*, welche von Eimer entdeckt und von Schewiakoff genauer beschrieben sind. Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass die Sehzellen zweifellos intraepithelial sind; doch ist über die Beschaffenheit der recipirenden Endorgane keine Angabe gemacht, wesshalb die Einordnung an dieser Stelle noch als provisorische erscheinen muss.

Alle übrigen Sehorgane, welche zu dieser Abtheilung gehören, liegen subepithelial.

Wenn ich oben die Sehorgane der Turbellarien in ihrer Gesammtheit ohne Weiteres hierher gestellt habe, so bedarf das noch einiger Worte der Erläuterung. Durch v. Graff's werthvolle Untersuchungen an den Landtricladen sind bei diesen Thieren Ocellen bekannt geworden, die dieser Forscher als zwei verschiedene Typen unterscheidet und als Kolbenaugen und Retinaaugen bezeichnet. Die Kolbenaugen stimmen völlig mit den Ocellen der Süßwassertricladen, wie ich sie beschrieben habe, überein: die Sehzellen besitzen einen deutlichen Stiftchensaum, bei dem jedes Stiftchen die Fortsetzung einer Neurofibrille der Zelle darstellt, und stecken so in einem Pigmentbecher, dass der Stiftchensaum sich der Becherwand zuwendet; die Modifikation, welche der Stiftchensaum bei *Placocephalus kewensis* dadurch erleidet, dass die Neurofibrille jedes Stiftchens eine kleine Strecke vor ihrem Übergang in dasselbe sich zu einer stark färbbaren Verdickung (»Stäbchen«) erweitert, bedingt keinen tiefgehenden Unterschied. Alle diese Ocellen sind invertirt. Dagegen sind in v. Graff's Retinaaugen die Sehzellen nicht invertirt, oder sagen wir kurz, nach Beer's (1901) Vorschlage, vertirt; v. Graff vergleicht daher diese

Organe mit den Blasenaugen von *Nereis*, *Fissurella* und *Helix*, glaubt dass sie wie diese durch eine Einstülpung der Epidermis entstehen, und hält sie für eine Neubildung gegenüber den Kolbenaugen, zu denen sie keinerlei phylogenetische Beziehungen haben. Solche Retinaaugen findet er bei den Cotyloplaniden und der Mehrzahl der Rhynchodemiden. Bei den Ocellen von *Rhynchodemus terrestris* ist er zweifelhaft, ob sie echte Kolbenaugen oder Retinaaugen seien.

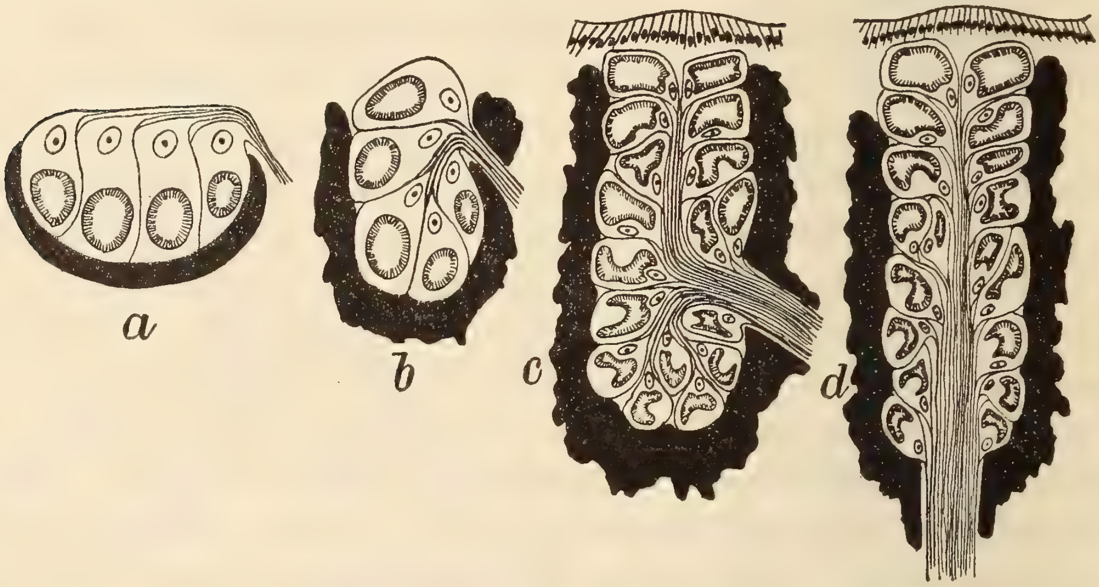
Ich habe nun daraufhin meine Präparate von *Rhynchodemus terrestris* einer erneuten Durchsicht unterworfen und bin, vor Allem auf Grund der Prüfung horizontaler Längsschnitte (Fig. 18 und Textfig. 6 *b*), die ich früher nicht genügend beachtet hatte, zu dem Ergebnis gekommen, dass sie einen deutlichen Übergang bilden von den invertirten Pigmentbecherocellen (Textfig. 6 *a*) zu den Retinaaugen v. Graff's (Textfig. 6 *c*). Die Sehkolben oder sagen wir Stäbchen, welche im Pigmentbecher und in dem vor ihm gelegenen, durch eine vorgewölbte Membran abgeschlossenen Bezirke liegen, setzen sich jeder in eine dünne Faser fort, welche je nach der Lage des Stäbchens verschieden verläuft (vgl. Textfig. 6 *b* und Fig. 18); bei den Stäbchen, die vor der Pigmentbecheröffnung liegen, durchbohren jene Fasern die Membran und ziehen dicht an der Außenseite derselben hin zu den Zellkörpern, die auf der lateralen Seite des Pigmentbechers, etwas ventrad verschoben, liegen; von den Zellen geht dann eine Faser, die man als Nervenfaser ansehen darf, caudalwärts, wahrscheinlich zum Nervencentrum. Die Stäbchen, welche im Pigmentbecher selbst liegen, sind vorwiegend



Textfig. 6 *a*—*c*.

lateral gerichtet, also senkrecht zur Augenachse, und die von ihnen ausgehenden Fasern durchbohren die laterale Wand des Pigmentbechers, d. h. sie gehen durch die Lücken, welche zwischen den epithelartig angeordneten Pigmentzellen vorhanden sind — genau wie v. Graff das für die »Sekretprismen« der Retinaaugen schildert — und gelangen so an die gleiche Stelle wie die Fortsätze der distalen Stäbchen, um sich dort mit den Zellkörpern zu verbinden, welche auf der anderen Seite in eine caudad verlaufende Nervenfaser übergehen. Es liegen also hier die Körper der Sehzellen caudal von der Pigmentbecheröffnung, wie bei *Dendrocoelum lacteum* (II, Fig. 11; Textfig. 6 *a*). Wir können uns den Übergang von einem Ocell, wie bei den Planarien — ähnlich dem von *Dendrocoelum* aber mit vielzelligem Pigmentbecher — zu einem solchen von *Rhynchodemus terrestris* etwa so vorstellen, dass die Körper der Sehzellen sich etwas mediad verschoben und ihre Verbindungen mit den am tiefsten im Pigmentbecher gelegenen Stäbchen den kürzesten Weg, durch die Wand des Bechers genommen haben. Eine Verschiebung in der gleichen Richtung weiter musste dann zu einer Augenform wie Textfig. 6 *c* führen, wie sie bei *Platydemus grandis* vorkommt; schließlich könnten auch die wenigen Stäbchen, welche noch durch die »Corneamembran« in das Innere des Ocells treten, derart verschoben werden, dass ihre Fasern die Pigmentwand durchbohren: so scheint es nach v. Graff's Abbildung bei dem Ocell von *Rhynchodemus putzei* der Fall zu sein.

Die Umwandlungen, wie ich sie hier hypothetisch für die Ocelle der Landtricladen geschildert habe, erinnern mich an ähnliche Verhältnisse, die eine Vergleichung der verschiedenen Hirudineenocellen erschließen lässt: bei den niederen Hirudineen, den Rhynchobdelliden, sind invertirte Pigmentbecherocellen (Textfig. 7 *a*) vorhanden; die Ocellen der Gnathobdelliden dagegen sind meist vertirt. Bei *Nephelis* (Textfig. 7 *b*) lässt sich dann und wann ein Durchtreten des Sehnerven durch die Wand des Pigmentbechers nahe dem Rande desselben bemerken, so dass die Sehzellen an der Becheröffnung vertirt sind; bei *Hirudo* ist in den weiter caudal gelegenen Ocellen (Textfig. 7 *c*) ein Durchtreten des Nerven durch die Seitenwand des sehr tiefen Pigmentbechers fast in der Mitte seiner Höhe zu bemerken; alle Zellen nach außen von diesem Nervenaustritt sind vertirt, die nach innen davon invertirt; bei dem ersten Ocellenpaar von *Hirudo* (Textfig. 7 *d*) dagegen tritt der Sehnerv im Grunde des Bechers aus, so dass sämmtliche Sehzellen vertirt sind. Wir haben also hier allmähliche Übergänge von einem invertirten zu einem völlig vertirten Auge: den Vorgang, der zu dieser Umwandlung führt, habe ich schon oben als Reversion bezeichnet. Eine solche Reversion hat nun auch, so vermuthe ich, bei den Ocellen der Landtricladen stattgefunden. Ich nehme daher nicht, wie v. Graff, einen principiellen Unterschied zwischen den invertirten und den vertirten Ocellen an, sondern glaube, dass dieselben gleichen Ursprungs sind, dass die letzteren sich aus den ersteren entwickelt haben.



Textfig. 7 *a—d.*

v. Graff sieht den Unterschied zwischen den beiderlei Augen darin, dass den einen eine epitheliale Retina zukomme; aber dieses Epithel wäre von besonderer Art, denn die Zellkörper der Retinazellen liegen in eine Bindegewebsmasse, ein zartes, gleichmaschiges Grundsubstanzgerüst eingebettet, und zwischen ihnen rundliche Kerne und kleine Ganglienzellen; man müsste also schon die Annahme machen, dass, wie bei den Cephalopoden, die Sehzellen sich basal über die indifferenten Epithelzellen — wie dort über die Limitanszellen so hier über die Zellen des Pigmentbechers — herausgeschoben hätten. Aber die Zellen des Pigmentbechers sind auch bei Ocellen, für die man einen epithelialen Ursprung nicht behaupten kann, wie diejenigen von *Euplanaria gonocephala*, wie Epithelien angeordnet; ja in anderen invertirten Pigmentbecherocellen, z. B. bei *Leptoplana tremellaris* sind sogar die Sehzellen vor der Pigmentbecheröffnung ganz nach Art eines Epithels angeordnet (II, Fig. 26 und 27); ich glaube aber, dass der Vergleich mit den Ocellen der Tricladen uns zu der Annahme nöthigt, dass diese Anordnung sekundär ist: ich möchte von einem

Pseudoepithel und einer Pseudoretina sprechen. Es bedingt also eine solche Zellanordnung noch keine Sonderstellung. — Auch im Bau der recipirenden Endorgane sieht v. GRAFF einen wesentlichen Unterschied: er findet im Innern der Pigmentblendung »Sekretprismen«, die er nicht für lichtrecipirende Stäbchen, sondern für lichtbrechende, oder sagen wir deutlicher lichtsondernde Organe hält, welche das Licht, das zunächst auf sie fällt, zu den mit ihnen zusammenhängenden fadenförmigen Fortsetzungen der Sehzellen führen, welche zwischen den Pigmentzellen durchtreten. Diese Deutung, so sonderbar sie ist, könnte wohl für die im Grunde des Pigmentbechers liegenden »Sekretprismen« gelten, nicht aber für die, welche distal unter der abschließenden Membran liegen; denn hier trifft das Licht die an sie ansetzenden recipirenden Abschnitte früher als die »Sekretprismen« — es erinnert das an O. HERTWIG's (1880) hinter den Stäbchen liegende Linse bei *Sagitta*. Aber ähnliche Gebilde, wie diese »Sekretprismen«, an denen es noch nicht gelungen ist einen Stiftchensaum oder doch Neurofibrillen nachzuweisen, finden wir auch bei den Polycladen, wo wir sie nach Analogie mit den Planarien als »Sehkolben« (Stäbchen) deuten müssen. Hier müssen spätere Untersuchungen über den feineren Bau Aufschluss bringen. Meine Ansicht ist, dass wir die »Sekretprismen« am besten als Stäbchen auffassen.

Und was gewinnen wir bei dieser Umdeutung? Die Annahme, dass bei den Turbellarien epitheliale, eingestülpte Blasenaugen ganz unvermittelt auftreten, ist meines Erachtens nur ein Nothbehelf, falls keine andere Deutung einschlägt. Bei den Anneliden sowohl wie bei den Mollusken, wo solche Formen von Sehorganen vorkommen, finden wir in homologer Anordnung vielfach die niedrigere Entwicklungsform, den Grubenocell, und daneben Übergänge von diesem zum Blasenauge (*Eunice*, *Haliotis*); bei den Turbellarien würden solche vermittelnde Formen ganz fehlen. Das spricht zu Gunsten meiner Deutung des Befundes bei *Rhynchodemus terrestris* und der Annahme einer Reversion, womit der dritte von v. GRAFF angenommene Unterschied zwischen den beiderlei Augentypen, die verschiedene Stellung der lichtrecipirenden Endigungen zum Lichteinfall erklärt und seiner principiellen Gegensätzlichkeit entkleidet wird. Es wären also auch v. GRAFF's Retinaaugen von invertirten Pigmentbecherocellen phylogenetisch abzuleiten, und wir hätten im Thierkreis der Plathelminthen somit nur einen Typus von Sehorganen vertreten.

Die Sehorgane der Hirudineen bestehen stets aus subepithelialen Sehzellen, die entweder verstreut frei im Parenchym oder zu Gruppen vereinigt in Pigmentbechern liegen; Übergänge zwischen diesen beiden Arten der Anordnung habe ich bei *Branchellion torpedinis* (II, p. 254) beschrieben, wo die Sehzellen im Parenchym sich gegen eine senkrecht zur Oberfläche stehende Pigmentwand so orientiren, dass sie derselben das Ende zukehren, welches die vermuthliche Stiftchensaumvacuole (den Binnenkörper) enthält. Die Reversion der Sehzellen in der Reihe der Hirudineen habe ich oben schon geschildert.

In der zweiten Abtheilung (B), den Sehorganen mit Phaosomen, begegnen wir nur sehr wenigen Formen, besonders wenn die Sehorgane der Hirudineen wirklich mit Recht, wie ich vermuthe, in die vorige Abtheilung zu stellen sind und wir bei ihnen keine Phaosomen, sondern Stiftchensaumvacuolen annehmen dürfen. Schon oben habe ich angedeutet, dass ich diese Abtheilung nur für eine provisorische halte, deren Berechtigung sich erst beurtheilen lässt, wenn das Verhalten der Neurofibrillen in den hierher gestellten Sehzellen genauer bekannt ist.

Zunächst hätten wir nun zu suchen, ob bei den Sehorganen mit Phaosomen überhaupt epithelial angeordnete Sehzellen vorkommen. Nach der Darstellung von GÖPPERT (1892) und METCALF (1893) ist das in der That bei den Salpen der Fall, in deren Sehzellen GÖPPERT ja auch Phaosomen (»Phäosphären«) findet. Wie schon erwähnt, konnte ich dergleichen Gebilde hier nicht finden. Ich bringe aber diese Augenformen vorläufig in der Abtheilung B1 unter, bis spätere Untersuchungen Aufklärung bringen.

Intraepitheliale Sehzellen mit Phaosomen finden wir in den Ocellen von *Stylaria lacustris* (Naideen), und ähnliche Zellen, theils in intra-, theils in subepithelialer Lagerung, habe ich bei den Lumbriciden als Sehzellen in Anspruch genommen. Nach unseren jetzigen Kenntnissen sind dies die einzigen Formen, die in der Abtheilung B2 Platz zu finden hätten.

Da wir, auf verschiedene Gruppen der morphologischen Eintheilung vertheilt, Sehorgane treffen, die ganz analog gebaut und zu gleichartiger Funktion befähigt sind, so leuchtet es ein, dass eine Anordnung nach der Funktionsweise morphologisch getrennte Gebilde zusammenstellen wird, dass also eine physiologische Eintheilung die Sehorgane in ganz anderer Weise gruppiren muss. Die Nothwendigkeit einer solchen Eintheilung neben der morphologischen hat zuerst HATSCHEK eingesehen, und von ihm stammt die erste physiologische Eintheilung.

Hatschek unterscheidet je nach der Funktion Richtungsaugen (euthyskopische Augen) und Bildaugen (eidoskopische Augen). Daraus, dass Thiere, welche keine Augen besitzen, doch zwischen hell und dunkel unterscheiden können, folgert er, dass die einfachsten Augen schon mehr leisten müssten als diese Unterscheidung, dass sie also die Richtung, in der die Lichtstrahlen ins Auge fallen, wahrnehmen können. Er findet solche Richtungsaugen einmal in den Ocellen der Cnidarier, und dann bei den Scoleciden. Übergänge zu bildsehenden Augen kommen vor. Die Bildaugen theilt er in Cameraaugen und in musivische Augen, wobei er wieder konvexe und konkave musivische Augen unterscheidet. Zu konvexen musivischen Augen zählen natürlich die Komplexaugen der Arthropoden, die konkaven dagegen sind ein von ihm völlig neu erfundener Typus: in den Wänden einer epithelialen Grube wären bei ihnen die von einer Pigmentröhre umgebenen Sehzellen so angeordnet, dass ihre Achsen nach einem Punkte vor der Grube konvergiren; es müssten dann, wie bei den konvexen musivischen Augen aufrechte, so hier umgekehrte Bilder von Gegenständen durch musivisches Sehen zu Stande kommen. Es lässt sich nicht leugnen, dass in der von Hatschek angegebenen Weise eine Bildreception möglich wäre. Aber in den Beispielen, die er für diesen Typus anführt, nämlich den Grubenocellen von *Patella* und den Blasenaugen anderer Gastropoden, z. B. *Helix*, ist die morphologische Grundlage eine andere als er annimmt: wir finden hier überall Stäbchen, die in die Grube bezw. Blase hineinragen und gegen einander nicht durch zwischenliegendes Pigment isolirt sind, während die von Hatschek angegebene Funktionsweise voraussetzt, dass die recipirenden Endigungen im Innern der Pigmentröhre liegen. Unter den bis jetzt bekannten Sehorganen kann ich keines finden, welches man als konkav musivisches Auge bezeichnen könnte; ja es ist sogar keine große Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass noch solche entdeckt werden. »Immer würde es eine sehr feine Leistung bleiben, die das tiefste Eindringen in die Bedingungen des Sinnes verräth, eine Art angegeben zu haben, wie die bildende Natur, wenn es ihr anders beliebt hätte, auch wohl noch hätte ein deutlich sehendes Auge erschaffen können«, so können wir, wie einst Du Bois-Reymond von Johannes Müller's Theorie des musivischen Sehens, hier von Hatschek's Annahme sagen. Mindestens ist damit die Ansicht widerlegt, dass im Bau der Augen jede physikalische Möglichkeit des Sehens zur Wirklichkeit geworden sei (Ruete).

Mit der Hatschek'schen Eintheilung deckt sich fast genau diejenige von Th. Beer (1901), die jedoch in der Eintheilung der niederen Sehorgane entsprechend den jetzigen Kenntnissen weiter geht als jene. Dieser Forscher unterscheidet als Photirorgane solche Sehorgane, welche geeignet sind, bloß quantitative Verschiedenheiten der Belichtung oder Beschattung zu signalisiren, also nicht bloß den Wechsel von hell und dunkel, sondern auch die Richtung der einfallenden Strahlen, eventuell auch Bewegungen belichtender oder beschattender Objekte, sowie Bewegungsrichtungen; ihnen stellt er die Idirorgane, die bildrecipirenden Augen gegenüber. Im Bereich der Photirorgane unterscheidet er wieder 1) pigmentlose einzelne Photirzellen, 2) pigmentirte oder mit pigmentirten Zellen alternirende Photirzellgruppen, und 3) pigmentumgebene Photirzellen oder Photirzellgruppen. Die Idirorgane sondert er wie Hatschek in Cameraaugen und (zusammengesetzte, facettirte) Komplexaugen. An dieser Eintheilung habe ich nur das Eine auszusetzen, dass die Unterscheidung der Gruppen 2 und 3 bei den Photiraugen eine morphologische, keine physiologische ist, und dass sie demnach für die physiologische Eintheilung zusammenfallen.

Vorbehaltlich die schon erörterten Ausstellungen im Einzelnen, schließe ich mich im Allgemeinen diesen beiden Eintheilungen an und unterscheide also:

I. Sehorgane ohne Bildreception = Photirorgane Beer (weiter als euthyskopische Augen Hatschek). Ein präciser Name für diese Gruppe von Sehorganen ist sehr erwünscht. Sie einfach Lichtorgane zu nennen, erscheint mir zu unbestimmt, und dem Sinne des Wortes nach wäre eine Verwechslung mit »Leuchtorgane« nicht ausgeschlossen. Ich nehme daher den Beer'schen Ausdruck Photirorgane an, der kurz und praktisch ist und die Vortheile einer künstlichen Neubildung hat, nämlich dass nach einmaliger genauer Umgrenzung die Gefahr der Erweiterung oder Verengerung des Begriffs eine viel geringere ist, als bei Umprägung eines alten Ausdrucks, der aber auch den Nachtheil solcher Neubildungen hat, dass seine Einbürgerung eine erschwerte ist und philologisch feinfühlige Gemüther an ihm stets Anstoß nehmen werden. Als Unterabtheilung hätten wir im Anschluss an Beer:

1) Photirorgane ohne Pigmentschutz, oder besser ohne Lichtsonderung; wir kennen solche bei Lumbriciden, Hirudineen und *Dialychone acustica*. Es ist kein Zweifel, dass ihre Zahl durch weitere Untersuchungen noch sehr zunehmen wird.

2) Photirorgane mit Pigmentschutz, oder besser mit Lichtsonderung. Je nach der Wirksamkeit der Lichtsonderung könnten

wir weiter eintheilen in a) solche, wo der Pigmentschutz durch eine gerade oder gar konvexe Pigmentwand erfolgt, also nur einseitig ist: hierher gehört das schon öfter erwähnte Sehorgan von *Branchellion torpedinis* (III, p. 254) und die einfachsten Sehorgane bei den Asteriden (*Astropecten pentacanthus* und *mülleri*), wo die Vertheilung der Sehzellen über das »Augenpolster« eine diffuse ist (PFEFFER, 1901); vielleicht muss man hierher auch das Stemma von *Machilis* stellen, falls nicht durch das Tapetum hier eine wirksamere Lichtsonderung zu Stande kommt (vgl. VII, p. 380). — Dagegen ist b) die Lichtsonderung wirksamer, wenn der Pigmentschutz durch einen Pigmentbecher oder eine Pigmentröhre übernommen wird, der die Sehzellen nach mehreren Seiten gegen Licht schützt und nur von einer Seite her den Strahlen Zutritt gestattet. Die Scheidung gegen die vorige Untergruppe (*a*) ist keine strenge. Je nachdem der Pigmentbecher tiefer, die Pigmentröhre enger und länger ist, wird die Lichtsonderung eine wirksamere, und die einzelne Sehzelle wird mehr und mehr für Lichtstrahlen aus ganz beschränkter Richtung specialisirt — dadurch wird der Übergang zur folgenden Hauptabtheilung angebahnt. Solche Übergänge sind zahlreich; eine scharfe Grenze lässt sich um so weniger angeben, als wir für viele Sehorgane, z. B. die Stemmata der Insekten und die Ocellen der Tausendfüße den physiologischen Werth gar nicht mit genügender Sicherheit beurtheilen können. Im Übrigen muss man auch bedenken, dass schon Vieles als Bildreception zu bezeichnen ist, was nicht annähernd der Schärfe des menschlichen Sehens nahe kommt.

Morphologisch kommt natürlich der Pigmentschutz ganz verschieden zu Stande: der invertirte Pigmentbecherocell einer polycladen Turbellarie und das Grubenauge von *Patella* gehören physiologisch in die gleiche Abtheilung.

II. Sehorgane mit Bildreception, Augen (Bildaugen) = Idirorgane BEER. Der Name Idirorgane wird sich noch weniger leicht einbürgern lassen, da wir mit dem Worte »Augen« diese Organe ja treffend bezeichnen können; trotzdem wäre ein solcher Name nur dann überflüssig, wenn Aussicht wäre, dass in Zukunft die Bezeichnung Auge nur für bildrecipirende Sehorgane, und nicht für jedes Sehorgan überhaupt, gebraucht würde — und diese Aussicht ist leider nur sehr gering!

Bei den Bildaugen sind stets zahlreiche Sehzellen in einem Organ vorhanden, und die Lichtsonderung ist eine solche, dass jede Sehzelle stets nur von Strahlen der gleichen Richtung getroffen werden kann. Das wird entweder dadurch erreicht, dass an der Sonderung des Lichtes eine Linse betheiligt ist, welche ein umgekehrtes Bild der Gegenstände auf dem lichtrecipirenden Hintergrunde des Auges entwirft, welcher gegen andere, die Linse nicht passirende Strahlen durch Pigment isolirt ist (Cameraaugen), oder es liegen eine Anzahl Sehzellen oder Sehzellgruppen neben einander, deren jede durch eine Pigmenthülle für alle Strahlen mit Ausnahme des in ihrer Achsenrichtung einfallenden Strahlenbündels unzugänglich gemacht ist (musivische Augen). Die Eintheilung in Cameraaugen und musivische Augen, welche in dieser Prägnanz von Hatschek stammt, ist noch nicht völlig erschöpfend. Eine besondere Art des Zustandekommens von Bildern haben wir nämlich bei den Superpositionsaugen Exner's, bei denen die optische Isolation der einzelnen Sehzellgruppen nicht durch Pigmentröhren bedingt ist, auch nicht durch eine Linse ein umgekehrtes, sondern durch das Zusammenwirken vieler Linsen unter Mitwirkung von Pigmentblendungen ein aufrechtes Bild entworfen wird.

Bei den Cameraaugen könnte man nach der physiologischen Leistungsfähigkeit am ehesten noch zwischen nicht accommodirbaren und accommodationsfähigen unterscheiden. Zu letzteren wären sicher zu zählen die Augen der Cephalopoden und der Wirbelthiere, und mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit, da sich ein wahrscheinlich der Accommodation dienender Mechanismus bei ihnen nachweisen lässt, diejenigen der Alciopiden und die von *Pecten*.

Musivische Augen finden wir bei sehr verschiedenen Thiergruppen und mit recht verschiedenem morphologischen Werth. Als Anfänge solcher Augen kann man die Ansammlung invertirter Pigmentbecherocellen mit divergirenden Sehachsen am Vorderende mancher Würmer (Polycladen, Capitelliden) auffassen. Ausgesprochen musivische Augen sind die Komplexaugen mancher Röhrenwürmer (*Branchiomma*, *Sabella*) und Muscheln (*Arca*, *Pectunculus*); musivische Augen sind ferner die Komplexaugen bei Myriapoden (*Scutigera*) und vor Allem diejenigen der Crustaceen und Insekten.

Als »Superpositionsaugen« können nur die Komplexaugen mancher Crustaceen und Insekten fungiren; die Voraussetzung für solches Verhalten ist, dass die Pigmentröhre nicht das Omma in seiner ganzen Ausdehnung umschließt, sondern (mindestens zeitweilig) derart verschoben ist, dass auf die von dem lichtbrechenden Apparat abliegende Retinula nicht nur durch das ihr zugehörige optische System, sondern auch durch diejenigen der benachbarten Ommen die Strahlen gelangen, die von einem dem Omma zugeordneten Punkte ausgehen, d. h. von einem Punkte, der (ganz oder nahezu) in der Verlängerung der Achse des Ommas gelegen ist. Indem nun durch Pigmentverschiebung die für Superpositionssehen nöthigen Bedingungen geschaffen und wieder verwischt werden können, vermag das gleiche Auge bald (bei geringer Lichtstärke) als Superpositionsauge, und bald (bei hellem Lichte) als einfach musivisches zu fungiren. Die Divergenz der physiologischen und morphologischen Eintheilung könnte kaum deutlicher illustrirt werden.

Eine Accommodation ist bei den musivischen und den Superpositionsaugen nicht möglich, da weder die Fähigkeit besteht, den Abstand zwischen dem lichtbrechenden Apparat und den recipirenden Elementen zu verringern, noch die Möglichkeit einer Vergrößerung oder Verringerung der Brennweite des lichtbrechenden Apparates vorhanden ist. Dagegen ist ein gewisser Ersatz für diesen Mangel wenigstens bei manchen Insekten und Crustaceen geschaffen. Einmal können Theile des Komplexauges als Fernaugen eingerichtet sein, was in der geringeren Divergenz ihrer Ommen seinen Ausdruck findet: so vor Allem die Frontaugen in den Doppelaugen bei manchen Insekten (manche Ephemeriden und Dipteren) und Crustaceen (Polyphemiden, Tiefseeschizopoden, Sergestiden), weniger ausgesprochen die dorsalen Theile der *Aeschna*-Komplexaugen. Dann aber findet das Komplexauge, welches bei stark divergirenden Ommen aus der Ferne nur sehr undeutliche Bilder empfangen kann, da der Gesichtswinkel ferner Gegenstände nur wenige Ommen umfasst, bei den meisten fliegenden Insekten eine Ergänzung durch die Stirnaugen (Stemmata). Bei manchen Insekten, speciell bei geschickten Fliegern (*Helophilus*, *Agrion* und *Aeschna*, *Vespa crabro*, VII, p. 366, 384, 388), sind auch die Retinae der Stemmata wieder derartig zu der Linse gelagert, dass der eine Theil der Sehzellen scharfe Bilder von nahen, der andere von fernen Gegenständen erhält. Bei den Spinnen scheinen in ähnlicher Weise die Hauptaugen, wo die recipirenden Enden der Sehzellen dem »Glaskörper« dicht anliegen, für das Fernsehen bestimmt zu sein, die Nebenaugen aber, in denen der Zwischenraum zwischen Linse und recipirenden Endigungen viel größer ist, dem Nahesehen zu dienen. Interessant ist, dass bei *Epeira* in den hinteren Medianaugen ein Theil der Retina anders gestaltet ist, als der Rest: es liegen nämlich im äußeren Retinawinkel die Stäbchen der Sehzellen dem hier nicht besonders dicken Glaskörper dicht an, wie im Hauptauge, während die übrigen, wie in den anderen Nebenaugen, weiter von der Linse entfernt sind; es ist also hier die Retina getheilt, wie zuerst GRABER gesehen und Grenacher (1880) bestätigt hat; so haben wir das gleiche Verhalten wie etwa bei *Helophilus* oder *Vespa*, dass ein Abschnitt der Retina für das Fernsehen, ein anderer für das Nahesehen eingerichtet ist.

Im Anschluss an die Beschränkung für die Anwendung des Ausdruckes »Auge«, die wir mit Beer (1901) oben vorgeschlagen haben, möge hier noch eine nomenklatorische Bemerkung Platz finden, nämlich über die Verwendung des Wortes Retina. Zu einer Zeit, wo die meisten bekannten Sehorgane mit dem menschlichen Auge vergleichbar, d. h. wie dieses Cameraaugen waren, da konnte Hensen (1866) sagen, »Retina« sei ein Kernbegriff, für den Form, Lage, Entwicklung Nebensache sind. Jetzt aber erscheint es wünschenswerth, dass die Verwendung dieses Wortes in bestimmter Weise beschränkt werde, dass der Ausdruck nicht einfach bedeute: Komplex der in einem Sehorgan vorhandenen Sehzellen, oder gar die eine Sehzelle des Sehorgans. Zu welchen Widersprüchen das führen kann, zeigt der Gebrauch, den Apáthy von dem Wort Retinazelle bei den Hirudineen macht: wo die Sehzellen zu einem komplicirteren Organ in einem Pigmentbecher vereinigt sind, nennt er sie Retinazellen, billigt ihnen aber diesen Namen nicht zu, wenn sie einzeln, ohne Pigmentbecher, im Gewebe liegen. Auch bei den Komplexaugen der Arthropoden wird der Begriff Retina durchaus nicht eindeutig gebraucht: Manche nennen die Gesammtheit der Sehzellen des Komplexauges so, Andere aber verwenden diesen Ausdruck, oder vielmehr das Grenacher'sche Retinula, für den Sehzellkomplex eines Omma. Es ist aber sicher, dass der Werth des Begriffes für die Beschreibung dadurch gewinnt, dass man ihn nur für bestimmt angeordnete Komplexe von Sehzellen benutzt.

So schlage ich denn vor — und um einen Vorschlag kann es sich ja nur handeln — unter Retina eine epitheliale Ausbreitung von Sehzellen zu verstehen, ein einheitliches Epithel, das entweder ganz aus Sehzellen besteht oder in dem diese doch gleichmäßig zwischen indifferenten (Sekret-, Stütz- oder Pigment-) Zellen vertheilt sind. Daraus ergiebt sich, dass Retinae nur bei Sehorganen der Rubrik 1 unserer morphologischen Eintheilung vorkommen können, dass sie sich aber dort überall finden, wo in ein einzelnes Sehorgan mehrere Sehzellen eingehen. So können wir bei den epithelialen Ocellen mit Einzellinse (A 1 α), wie sie manchen Röhrenwürmern zukommen, nicht von einer Retina sprechen, und eben so wenig bei den Komplexaugen von *Branchiomma*, die zu dieser Gruppe gehören, weil sie ja aus

Ommen mit je nur einer Sehzelle zusammengesetzt sind. Im Komplexauge der Arthropoden ist danach jede Retinula im Sinne Grenacher's eine Retina, weil sie der Retina eines Myriapodenocells homolog ist, dagegen kann man die Gesammtheit der Sehzellen unmöglich als Retina im morphologischen Sinne bezeichnen, da sie ja zu zahlreichen Einzelocellen gehören.

Wo sekundäre Epithelien vorhanden sind, wie bei den Asteriden, könnte man füglich von einer sekundären Retina sprechen, und wo sich Scheinepithelien (Pseudoepithelien) finden, wie bei manchen Turbellarien, eben so von einer Scheinretina (Pseudoretina).

d. Phylogenetisches über Sehorgane.

Bei der systematischen Eintheilung der Thiere und Pflanzen nach Maßgabe ihres anatomischen Baues ist man zu einem System gelangt, das man als natürliches bezeichnet, in welchem die in einer Abtheilung vereinigten Formen durch verwandtschaftliche Bande verknüpft sind, so dass diese systematische Anordnung eine sichere Grundlage für phylogenetische Spekulationen bietet. Wenn man nun einzelne Organe von Thieren nach morphologischen Gesichtspunkten eintheilt, so ist immerhin die Frage berechtigt, ob man dabei für die phyletische Geschichte dieser Organe Anhaltspunkte bekommt, und ob somit auch auf den Zusammenhang der Thiere, deren Organe einen ähnlichen Bau haben, ein gewisses Licht fällt.

Carrière (1885) wirft am Schlusse seines Buches über »die Sehorgane der Thiere« die Frage auf, ob es gestattet sei, aus dem Bau der Augen auf die systematische Stellung und Verwandtschaft der Thiere zu schließen, und kommt zu einer verneinenden Antwort: »bei der Mannigfaltigkeit der Sehorgane in einzelnen Gruppen, bei der Ähnlichkeit derselben in einander fernstehenden Ordnungen und dem Vorkommen ganz verschiedener Typen bei nahe verwandten Thieren oder in der Entwicklungsreihe einer einzigen Form, bei der Leichtigkeit, mit welcher während der Lebensdauer eines Thieres in demselben Augen auftreten und wieder verschwinden, scheint es unthunlich, aus dem ähnlichen Bau der Augen auf eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Besitzern zu schließen.« — »Alle bekannten Thatsachen sprechen auch gegen das Vererben von Sehorganen von einer Gruppe zur anderen und für das spontane Auftreten derselben.«

Wir können diesen Äußerungen nach dem Vorhergehenden unmöglich beistimmen. Unsere Tabelle p. 620 zeigt, wie bei verwandten Thieren auch ähnlich gebaute Augen vorkommen. Vor Allem fällt es auf, dass die Verbreitung der invertirten Pigmentbecherocellen (A2β) ein weites Gebiet verwandter Thierformen umfasst: zunächst sind bei allen Plathelminthen (oder mit Hinzuziehung der Nematoden könnten wir mit HATSCHEK sagen Scoleciden) die Sehorgane nach diesem Typus gebaut oder doch durch Reversion von ihm abgeleitet; in die Verwandtschaft der Plathelminthen gehört zweifellos die Trochophoralarve, der wir wohl die Naupliuslarve zugesellen dürfen. Von diesen Larven ist vielleicht diese Form der Sehorgane auf die fertigen Thiere übergegangen: so finden wir sie bei niederen Anneliden, und zwar meist dem Gehirn anliegend, wie sie bei der Larve in der Scheitelplatte liegen und bei den Medianaugen der Crustaceen ist es ja sicher, dass sie die persistirenden Naupliusaugen sind. — Wenn die Sehorgane der Hirudineen, wie es mir wahrscheinlich ist, hierher gehören, d. h. wenn ihre Sehzellen Stiftchensaum-Vacuolen und nicht Phaosomen enthalten, so stimmt auch das gut zu der vielfach angenommenen Plathelminthen-Verwandtschaft dieser Würmer. Was die Chätognathen angeht, so ist ihre systematische Stellung ja unsicher; wenn sie wirklich Verwandtschaftsbeziehungen zu Nematoden haben, wie manchmal angenommen, so reihen sie sich den Scoleciden an. Selbständige Bildungen dieser Art sind wohl nur die Pigmentbecherocellen von *Aurelia*, diejenigen von *Amphioxus* und die der eucephalen Dipterenlarven.

Gleichsam abgelöst wird dieser Augentypus in der aufsteigenden phylogenetischen Reihe der Thiere durch einen anderen, der ebenfalls eine außerordentlich weite Verbreitung hat: durch die epithelialen Augen mit gesonderten Stäbchen (A1β). Diesen begegnen wir zunächst bei den Anneliden und Mollusken, welche durch die gemeinsame Trochophoralarve verwandtschaftlich eng verknüpft sind, weiter bei den mit den Anneliden sicher nahe verwandten Arthropoden und schließlich bei den Vertebraten, welche ebenfalls mit Wahrscheinlichkeit von annelidenartigen Vorfahren abzuleiten sind. Bei den zwei erst genannten Stämmen geht die Entwicklung der epithelialen Augen vom Flachauge durch das Grubenauge zum Blasenauge unabhängig neben einander her: die Blasenaugen der Anneliden und Mollusken sind Konvergenzbildungen; aber es sind ja relativ einfache Vorgänge, welche diese konvergente Weiterbildung veranlassen. Wir dürfen uns vielleicht vorstellen, dass es die Vermehrung der Sehzellen im Flachauge war, welche zu der Einstülpung führte, und die Vertiefung einer vorhandenen Einsenkung lässt sich wohl auf das Fortdauern derselben Ursache zurückführen. Die Bildung einer Linse dürfte wohl die Folge sein von der Ausfüllung der Augengrube mit einer stark lichtbrechenden Sekretmasse. — Bei den Arthropodenaugen ist in den meisten Fällen diese Entwicklung nur bis zur Einstülpung gediehen; der Fortgang bis zur Blasenbildung wurde hintangehalten durch die Entwicklung der cuticularen Linse, welche dieselben Vortheile bot wie die in eine tiefe Grube abgesonderte Sekretmasse. *Peripatus*, bei dem wir ein völlig entwickeltes Blasenauge finden, steht den Anneliden wohl näher als den Arthropoden (BOAS, 1898). Dass die Komplexaugen der Arthropoden keinen besonderen morphologischen Typus bilden, sondern nur zahlreiche zu einem Gesammtorgan vereinigte Grubenaugen sind, wurde schon oben wiederholt hervorgehoben; wenn in der Entwicklung die Einstülpungen nicht wiederholt werden, so haben wir darin eine cänogenetische Vereinfachung zu sehen. — Die ursprüngliche Gestalt der Chordatenaugen (Salpen (?), Ascidienlarven, Vertebraten) ist durch die Einbeziehung derselben in den eingestülpten Gehirnbezirk verwischt, so dass weitere Spekulationen vergeblich sind.

Die weniger verbreiteten Typen von Sehorganen sind ebenfalls auf bestimmte Thiergruppen beschränkt: die sekundären intraepithelialen Retinae (A2aα) auf die Echinodermen (bei denen sie vielleicht eine größere Verbreitung haben dürften, wenn sie schon bisher nur von den Asteriden bekannt sind), die einzelligen, epithelialen Ocellen mit Einzellinse (A1α) auf wenige Familien der limivoren Anneliden; allerdings steht das Vorkommen der letzteren am Mantelrande einiger Muscheln bisher noch völlig isolirt. Die intra- und subepithelialen Sehzellen mit Phaosomen kommen nur den Oligochäten zu.

Für Sehorgane, deren Lagerung am Thierkörper von derjenigen abweicht, die wir bei den Verwandten treffen, müssen wir allerdings eine selbständige Entstehung ohne Weiteres einräumen, so für die Sehorgane am Mantelrand von Muscheln, bei denen auch die drei verschiedenen Ausbildungsformen (*Arca* und *Pectunculus*; *Lima*; *Pecten* und *Spondylus*) auf gesonderten Ursprung hinweisen, oder die Rückenaugen von *Onchidium*, oder die segmentalen Ocellen von *Eunice viridis*. Immerhin bleiben sie hier überall innerhalb desselben großen Typus: es sind überall epitheliale Sehorgane, wie sie bei Anneliden und Mollusken verbreitet sind; aber sie stimmen in keinem Fall mit den Augenformen genau überein, die bei demselben Thier (*Onchidium*, *Eunice*) oder bei verwandten Formen (Kopfaugen der Muscheln, PELSENEER, 1899) am Kopfe vorkommen.

Die Entscheidung, ob verschiedene Thierformen verwandt sind, kann man natürlich nicht auf ein einzelnes Organ, ja nicht einmal auf ein Organsystem gründen; dafür kann allein die Gesammtorganisation in Betracht kommen. Ob dabei die Untersuchung der Sehorgane für den Systematiker häufig von praktischem Nutzen sein wird, lässt sich noch nicht entscheiden; jedoch glaube ich, dass dies z. B. bei den Süßwassertricladen der Fall sein dürfte (II, p. 212). Dass aber gegenüber anderen Organen die Sehorgane eine Ausnahmestellung einnähmen, derart, dass sie weniger von einer Gruppe zur anderen vererbt würden (Carrière), muss auf Grund der Thatsachen durchaus bestritten werden.

Das Auftreten mehrerer Augenformen bei einem Thier wurde früher für etwas sehr Ungewöhnliches gehalten. Grenacher (1878, p. 135) führt außer den Verhältnissen bei den Insekten, wo bei vielen Imagines am Kopfe die einfachen und zusammengesetzten Augen gleichzeitig und in nächster Nähe vorhanden sind, nur noch das Beispiel von *Onchidium* an, wo neben den Kopfaugen noch mehr oder weniger zahlreiche Rückenaugen vorkommen; die bauchständigen Augen bei *Euphausia*, die er ferner erwähnt, haben sich ja inzwischen als Leuchtorgane erwiesen. Die Beispiele für dieses gleichzeitige Auftreten von zweierlei Augenformen haben sich inzwischen ziemlich vermehrt. An den Randkörpern von *Charybdea* finden wir neben den Linsenaugen einfache Grubenaugen, eben so kommt bei *Aurelia* neben dem invertirten Pigmentbecherocell an der ventralen auch noch ein anscheinend epithelialer Ocell an der dorsalen Seite des Randkörpers vor. Unter den Anneliden haben *Branchiomma* und einige Verwandte außer den dem Gehirn benachbarten epithelialen Grubenaugen noch einzellige epitheliale Ocellen mit Einzellinsen an den Kiemen, und bei *Eunice viridis*, dem Palolowurm, kommen außer den Kopfaugen noch an den Genitalsegmenten besonders gestaltete epitheliale Ocellen vor. Viele niedere Crustaceen haben außer den Komplexaugen noch besondere Medianaugen; bei *Limulus* und bei den Skorpionen kommen neben den hoch entwickelten Mittelaugen noch einfachere seitliche Augen vor. Schließlich wäre auch das Pinealauge der Vertebraten in diesem Zusammenhange zu erwähnen. — Über das Verhältnis dieser Augen zu einander lässt sich in vielen dieser Fälle nichts aussagen; aber gerade für die verbreitetsten ist eine Erklärung möglich. Für die Stirnaugen und Komplexaugen der Insekten verdanken wir Grenacher die Erkenntnis, dass sie Modifikationen einer und derselben Grundform sind, aus der durch die Vermehrung der Sehzellen das Stemma, durch Vermehrung der Einzelaugen das Komplexauge hervorgegangen zu denken ist; von der gleichen Grundform stammen, wie wir hinzufügen möchten, offenbar auch die Larvenaugen der Insekten, und sie ist sehr wahrscheinlich nahe verwandt mit den Ocellen der Myriapoden. — Bei den Crustaceen sind die Medianaugen nichts Anderes als die übrig gebliebenen Naupliusaugen, die eine Erbschaft von wahrscheinlich plathelminthenartigen Vorfahren darstellen. Bei *Limulus* fehlt uns eine genauere Kenntnis der Seitenaugen; bei den Skorpionen aber sind sie den Mittelaugen ähnlich, nur fehlt ihnen die Inversion, und damit die sog. Glaskörperschicht, welche sich dort zwischen Retina und Linse einschiebt; sie sind aber offenbar gleichen Ursprungs wie jene. Bei *Charybdea* sind die Linsenaugen wahrscheinlich nur vervollkommnete Grubenaugen; bei *Aurelia* dagegen scheint zwischen den beiderlei Ocellen ein wesentlicher Unterschied zu sein; doch fehlen noch eingehendere Untersuchungen, besonders auch über das Verhalten der recipirenden Endapparate in denselben. Neubildungen sind offenbar die Rückenaugen von *Onchidium* und die segmentalen Ocellen von *Eunice viridis*, bei der letzteren Form wohl im Zusammenhang mit der selbständigen Bewegung der abgetrennten Geschlechtssegmente.

Da ich nun einmal so weit von der fetten, grünen Weide der Thatsachen abgegangen bin und mich auf der dürren Heide der Spekulation mit den üblichen mageren »Wahrscheinlich«, »Vielleicht« und »Offenbar« herumtummle, so sei es mir vollends gestattet, auch noch auf die erste Entstehung der Sehorgane ein wenig einzugehen — vor Allem, um im Gegensatz zu den unhaltbaren Hypothesen, die darüber einmal geschrieben und dann immer wieder abgeschrieben sind und in populären Vorträgen und Aufsätzen über die Entwicklung der Sinnesorgane überall zu finden sind, hinzuweisen auf eine Auffassung, die sich mit den Thatsachen besser in Einklang bringen lässt.

Jener früher allgemeinen Annahme, dass eine pigmentirte Stelle der Haut, die mit Nerven versorgt ist, das ursprünglichste Sehorgan vorstelle, steht die Thatsache gegenüber, dass überall, wo wir sichere Sehorgane finden, die recipirenden Elemente derselben primäre Sinneszellen sind (das Retinaelement GRENACHER's) und ferner die schon oben genugsam betonte Erkenntnis, dass zum Zustandekommen der einfachen Lichtreception Pigment ganz unwesentlich ist. Wir müssen vielmehr ausgehen von der Auffassung, zu welcher Gebrüder HERTWIG (1878) durch das Studium der Sinnesorgane der Medusen geführt wurden, dass die specifischen Sinnesorgane aus indifferenten Sinneszellen entstehen. Neuerdings hat GEGENBAUR (1898) diese Auffassung wieder mit aller wünschenswerthen Klarheit hervorgehoben: »Welcher Art immerhin die Wahrnehmungen sein mögen, welche durch solch höhere Organe vermittelt werden, so können sie doch nur auf dem Boden einer indifferenten Empfindung entstanden sein.« Aber er fährt fort »unter successive erfolgter Änderung der Qualität ihres Empfindungsvermögens.« »Wenn sie (die Sinneszelle) vorher noch verschiedene Reize empfing, so wirken jetzt nur gewisse derselben, das betreffende Organ bietet eine specifische Energie.«

Die Art wie Gegenbaur hier von der specifischen Energie eines Sinnesorgans spricht, ruft gewisse Bedenken wach. Sie soll entstehen »unter successive erfolgter Änderung der Qualität des Empfindungsvermögens«. Aber können wir uns denn denken, dass ein indifferentes Sinnesorgan keine specifische Energie habe, dass es den einen Reiz so, den andern anders beantworte? Dann hätten wir ja ein Wechselsinnesorgan im Sinne Nagel's (1894); ein solches kann man zwar nicht schlechthin als unmöglich bezeichnen, wohl aber als unvereinbar mit den derzeitigen physiologischen Grundanschauungen. Seitdem Hering (1884) und Verworn (1901) Joh. Müller's Lehre von den specifischen Energien der Sinnesorgane erläutert und vertieft haben, nehmen wir an, dass alle lebendige Substanz ihre specifische Energie hat, die sich zwar vielleicht modificiren kann im Laufe der Entwicklung, die aber nicht erst erworben werden muss. »Es ist das angeborene Vermögen, die specifische Energie der lebendigen Substanz der Leber, Galle zu bereiten, wie es die specifische Energie der Substanz des Haarkeims ist, den hornigen Stoff des Haares zu bilden« (Hering p. 119). »Alle lebendige Substanz besitzt eine specifische Energie im Sinne Johannes Müller's, denn innerhalb gewisser Grenzen rufen ganz verschiedenartige Reize an der gleichen Form der lebendigen Substanz die gleichen Erscheinungen hervor, während umgekehrt der gleiche Reiz an verschiedenen Formen der lebendigen Substanz eine ganz verschiedene und für jede Form charakteristische Wirkung erzielt« (Verworn p. 497). Die Erregung, die in dem Nerven eines indifferenten Receptionsorgans geleitet wird, ist stets von der gleichen Art, welcher Art auch der Reiz sein mag, der sie hervorruft; nur haben wir für diese Qualität der Erregung keinen Namen, da uns Menschen solche indifferenten Sinnesorgane im engeren Sinne abgehen, d. h. solche, die normaler Weise verschiedenen Reizen zugänglich sind.

Wir dürfen also nicht von specifischen Sinnesorganen im Gegensatz zu indifferenten reden, wie O. und R. Hertwig (1878), und eben so ist der Ausdruck »specifischer Reiz«, den z. B. GEGENBAUR und ROSENTHAL gebrauchen, durchaus missverständlich. Eine passende Bezeichnung für die Receptionsorgane höherer Thiere mit ihrer Beschränkung auf die Reception einer einzigen Reizqualität ist die von BEER, BETHE und v. UEXKÜLL vorgeschlagene Benennung »elektive« Receptoren; man könnte auch »specialisirte« Receptoren sagen. Der Bezeichnung »specifische Sinnesorgane« aber liegt eine Verschiebung des Begriffs der specifischen Energie zu Grunde. Nicht so sehr die Thatsache, dass unser Sehorgan durch Ätherschwingungen bestimmter Wellenlänge derart afficirt wird, dass eine Lichtempfindung zu Stande kommt, lässt uns von einer specifischen Energie desselben sprechen, sondern dass auch der Erfolg vieler anderer Reize der gleiche ist. Es ist durchaus nicht nothwendig, dass die Natur der Nervenerregung in dem Nerven eines Sehorgans eine andere sei als in dem eines Chemoreceptoren; diese Annahme ist durchaus nicht wahrscheinlicher und nicht unwahrscheinlicher als diejenige, dass in den Sehorganen verschiedener Thiere die Art der Nervenerregung verschieden sei. Denn die Elektion beruht nicht darauf, dass die durch den betreffenden adäquaten Reiz hervorgerufene Erregung von bestimmter, von anderen abweichender Natur ist, sondern darauf, dass das Endorgan für gewöhnlich (»normaler Weise«) nur von Reizen einer bestimmten Qualität, nämlich von den adäquaten Reizen getroffen wird. Unsere menschlichen Sinnesorgane, über die allein wir in dieser Beziehung ein sicheres Urtheil haben, tragen ja den Stempel ihrer Herkunft von indifferenten Receptionsorganen noch in der Eigenschaft an sich, dass sie eben auch durch andere Reize, welche »unnormaler Weise« zu ihnen gelangen, afficirt werden: das Sehorgan z. B. außer durch optische auch durch mechanische Reize. Gerade diese ihre Eigenschaft berechtigt uns, sie von indifferenten oder — mit dem Ausdruck des genannten Physiologen-Kleeblatts — anelektiven Receptionsorganen abzuleiten.

Die Specialisirung oder Elektion betrifft aber nicht das Endorgan allein. Auch die mit ihm verbundenen centralen Zellen haben, wie alle lebende Substanz, ihre specifische Energie. JOHANNES MÜLLER verwahrt sich ausdrücklich gegen die Annahme, dass eine solche Energie etwa nur dem receptorischen Nerven zukomme: »Ob die Ursachen der verschiedenen Energien der Sinnesnerven in ihnen selbst liegen, oder in Hirn- und Rückenmarktheilen, zu welchen sie hingehen, ist unbekannt, aber es ist gewiss, dass die Centraltheile der Sinnesnerven im Gehirn, unabhängig von den Nervenleitern, der bestimmten

Sinnesempfindungen fähig sind.« Wenn von zwei Receptionsorganen das eine seinen Bauverhältnissen nach ein Sehorgan, das andere ein Chemoreceptor wäre, und ihre Nerven gingen zu einer und derselben Ganglienzelle oder zum gleichen abgeschlossenen Ganglienzellkomplex, so würden in dieser Zelle bezw. dem Zellkomplexe durch die von den beiden verschiedenen Nerven dorthin gelangende Erregung nicht verschiedene, sondern wesentlich gleiche Erregungszustände hervorgerufen werden; denn auch die centralen Zellen besitzen die gemeinsame Eigenschaft aller lebenden Substanz, auf äußere Reize verschiedener Art stets nur auf eine Weise zu reagiren. Es würden also die beiden differenten Reize, obgleich sie von verschiedenen Organen recipirt wurden, doch den gleichen Effekt, der Qualität nach, zur Folge haben. Einen verschiedenen Endeffekt der Reize werden wir nur dann erwarten können, wenn nicht nur die peripheren, sondern auch die centralen Wege der gesammten Reizleitung in beiden Fällen verschiedene sind. Erst die Trennung des Weges von der Reizstelle bis zum Muskel bewirkt, dass verschiedene Reize verschieden beantwortet werden. Damit allein lässt sich natürlich nicht die hochausgebildete Verschiedenheit der Sinnes-Empfindungen des Menschen, die bei Reizung verschiedener Organe eintreten, erklären. Es kommen dazu offenbar weitgehende Verschiedenheiten der centralen Zellen. Aber eine Bedingung für die primitive Verschiedenheit der Reaktion können die Verschiedenheiten der centralen Zellen nicht sein — eine solche Bedingung sind nur: gesonderte Leitungswege.

Nur dann, wenn ein Receptionsorgan in der Lage ist, stets nur von Reizen gleicher Qualität getroffen zu werden, und wenn zugleich die Erregungsbahnen bis zur endlichen Reaktion gesonderte sind, sind die Bedingungen gegeben, dass sich dieser bestimmte Reiz mit einem bestimmten, ihm eigenthümlichen Effekt verbindet. Der Vorgang der Elektion oder Specialisirung wird demnach stets in dem Ausschluss anderer Reize als des adaptiven bestehen, wie es Beer, Bethe und v. Uexküll annehmen: »dadurch, dass das Receptionsorgan, durch die Eigenart seiner Lage im Körper physiologischer Weise überhaupt nur von einer Art von Reizen getroffen werden kann.« Der zweite Weg der Specialisirung, den jene angeben: »dadurch, dass an sich für die Nerven unwirksame Reize, z. B. Licht, Anziehungskraft der Erde, chemische Stoffe in starker Verdünnung, in wirksame verwandelt werden,« genügt für sich allein nicht. Man kann sich sehr wohl ein durch Licht reizbares Receptionsorgan vorstellen, das doch kein specialisirtes Sehorgan, sondern ein anelektives

Receptionsorgan wäre. Unsere Retina ist nur durch ihre gegen mechanische Einflüsse gesicherte Lage für Licht specialisirt; könnte sie auch normaler Weise durch Druck getroffen werden, so wäre sie anelektiv: sie würde optische und mechanische Reize in gleicher Weise beantworten.

Auf der anderen Seite ist es aber auch wahrscheinlich, dass nicht alle anelektiven Receptionsorgane auch durch Licht oder stark verdünnte chemische Stoffe gereizt werden können: es kann also die Entstehung von elektiven Photoreceptoren und von empfindlichen Chemoreceptoren nicht von jedem anelektiven Receptionsorgan ihren Ausgang nehmen. Wenn ein solches feineres anelektives Receptionsorgan, das photische Reizbarkeit besitzt, dann den anderen Reizen entzogen wird und nur für Lichtreize zugänglich bleibt, dann kann vielleicht das eintreten, was GEGENBAUR annimmt, »dass die Sinneszelle einen Theil ihres Empfindungsvermögens aufgiebt, indem ein anderer Theil davon sich weiter entwickelt,« — nicht ganz aufgiebt, möchte ich hinzufügen; denn die Sehzellen unseres Auges z. B. sind ja auch für mechanische Reize empfindlich geblieben. — Erst unter solchen anatomischen und physiologischen Bedingungen wird dann auch eine psychologische Unterscheidbarkeit der verschiedenen Reize möglich sein.

Die durch Licht reizbaren recipirenden Zellen werden nun dadurch für Lichtreize specialisirt, dass sie den mechanischen und chemischen Reizen entzogen werden (wie es mit den thermischen Reizen steht, dafür fehlen uns leider alle Anhaltspunkte). Ein Organ, das chemischen Reizen zugänglich sein soll, muss erstens an der Oberfläche des Körpers liegen, und ferner mittels lebenden Protoplasmas den Zusammenhang mit der Außenwelt wahren; denn wenn eine Leitung chemischer Stoffe nach dem Innern nothwendig wäre, so könnte schon durch schädliche Substanzen, deren Anwesenheit dieses Organ ja gerade signalisiren soll, eine Schädigung des Körpers eingetreten sein, ehe das Receptionsorgan von ihnen erreicht wäre. Mechanischen Einwirkungen jedoch werden sie entzogen durch Verlagerung in Einstülpungen oder Cavitäten, vor Allem auch bei den Land- oder besser Trockenluft-Thieren der Schädigung durch Austrocknen. Receptionsorgane, welche mechanischen Reizen zugänglich sein sollen, können unbeschadet ihrer Wirkung von der Oberfläche des Körpers etwas abliegen oder durch todte Substanzen von der Außenwelt getrennt sein, wenn nur Vorrichtungen vorhanden sind, welche den mechanischen Reiz auf sie übertragen: wenn also die über ihnen liegende

Hautschicht nur dünn ist, oder wenn die starke Cuticula, die sie deckt, von einer mit ihnen verbundenen starren, aber beweglich eingelenkten Borste durchsetzt wird, wie bei den Arthropoden, oder wenn, wie beim Säugethierohr, durch leitende Apparate (Hörmembranen, Hörknöchelchen und Labyrinthwasser) ihnen Erschütterungen zugetragen werden. — Die recipirenden Zellen der Sehorgane sind nun allgemein sowohl den chemischen wie den mechanischen Einwirkungen entzogen, indem sie entweder von der Oberfläche ganz entfernt sind, oder wenn sie an der Oberfläche liegen, durch dicke Schichten von Sekretsubstanzen oder cuticuläre Massen (*Patella*, *Eunice viridis*, *Branchiomma*-Komplexauge) sowohl chemischen Stoffen wie Druckwirkungen unzugänglich sind. Das Licht dagegen wird durch diese Schutzmittel nicht gehindert, wenn sie nicht mit dunkeln Farbstoffen imprägnirt sind.

Die »Tendenz« der Sehzellen also, sich von der Oberfläche des Thierkörpers zu entfernen, die uns so vielfach entgegentritt (Übergang zu intra- und subepithelialer Lage, Einstülpungen) steht im engsten Zusammenhang mit der Specialisirung dieser Organe für die Lichtreception, indem sie den Ausschluss chemischer und mechanischer Einwirkungen auf dieselben zur Folge hat und so aus ursprünglich indifferenten Receptionsorganen elektive werden lässt.

Tübingen, Ende Februar 1902.

Verzeichnis der angeführten Werke.

St. Apáthy, 1897, Das leitende Element des Nervensystems. In: Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. XII. Bd. p. 496—748.

A. Babuchin, 1866, Über den Bau der Netzhaut einiger Lungenschnecken. In: Sitz.-Ber. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1. Abth. p. 16—26.

Th. Beer, 1897, Die Accommodation des Kephalopodenauges. In: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. LXVII. p. 541—586.

Ders., 1901, Über primitive Sehorgane. In: Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 1901, Nr. 11, 12 und 13.

Th. Beer, A. Bethe u. J. v. Uexküll, 1899, Vorschläge zu einer objektivirenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. In: Zool. Anz. XXII. Bd. Nr. 590. p. 275—280.

E. W. Berger, 1900, Physiology and Histology of the Cubomedusae. In: Mem. from the Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. IV, 4.

J. E. V. Boas, 1898, Om Peripatus' Stilling i Dyreriget. In: Oversigt over det Kgl. Danske Vedenskabernes Selskabs Forhandlinger 1898. No. 6. p. 345—365.

O. Bütschli, 1885, Nachschrift zu der Arbeit von Hilger. In: Morphol. Jahrbuch. X. Bd. p. 372—375.

Ders., 1886, Notiz zur Morphologie des Auges der Muscheln. In: Festschr. des naturhist.-medicin. Vereins zu Heidelberg. p. 175—180.

J. Carrière, 1885, Die Sehorgane der Thiere. München und Leipzig 1885.

C. Chun, 1896, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. In: Bibliotheca zoologica. 19. Heft.

C. J. Eberth, 1863, Untersuchungen über Nematoden. Leipzig 1863.

S. Exner, 1891, Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien 1891.

P. Fraisse, 1881, Über Molluskenaugen mit embryonalem Typus. In: Diese Zeitschrift. Bd. XXXV. p. 461—477.

C. Gegenbaur, 1898, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. I. Bd.

V. Graber, 1880, Über das unicorneale Tracheatenauge. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. p. 58—93.

L. v. Graff, 1899, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig 1899.

B. Grassi, 1883, I Chetognathi. In: Fauna und Flora des Golfs von Neapel. V. Monogr.

H. Grenacher, 1874, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XXIV. p. 419—498.

Ders., 1879, Untersuchungen über das Sehorgane der Arthropoden. Göttingen 1879.

Ders., 1880, Über die Augen einiger Myriapoden. In: Archiv für mikr. Anat. Bd. XVIII. p. 415—467.

Ders., 1886, Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. II. Das Auge der Heteropoden, geschildert an Pterotrachea coronata Forsk. In: Abh. Naturf. Ges. Halle. XVII. Bd.

E. Göppert, 1892, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. In: Morph. Jahrbuch. XIX. Bd. p. 250—294.

E. Haeckel, 1878, Ursprung und Entwicklung der Sinneswerkzeuge. In: Kosmos. Bd. IV. p. 19—32, 99—114.

V. Häcker, 1896, Pelagische Polychätenlarven. In: Diese Zeitschr. Bd. LXII. p. 74—168.

B. Hatschek, 1888, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888 ff.

H. Helmholtz, 1856—1866, Handbuch der physiologischen Optik. — 2. Aufl. 1896.

J. Henle, 1839, Anmerkung zu einem Aufsatz von Remak in Müller's Arch. 1839. p. 170—175.

V. Hensen, 1865, Über das Auge einiger Cephalopoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XV. p. 155—243.

Ders., 1866, Über den Bau des Schneckenauges und über die Entwicklung der Augentheile in der Thierreihe. In: Arch. f. mikr. Anat. II. Bd. p. 399—429.

E. Hentschel, 1899, Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. In: Zool. Jahrb. (Anat.) XII. Bd. p. 509—534.

E. Hering, 1884, Über die specifischen Energien des Nervensystems. In: Lotos. Neue F. Bd. V. p. 113—126.

O. Hertwig, 1880, Die Chätognathen. In: Jen. Zeitschr. Bd. XIV. p. 196—311.

O. u. R. Hertwig, 1878, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

R. Hesse, 1894, Zur vergleichenden Anatomie der Oligochäten. In: Diese Zeitschrift. Bd. LVIII. p. 394—439.

Ders., 1896 ff., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren.

I, 1896, Die Organe der Lichtempfindung bei den Lumbriciden. In: Diese Zeitschr. Bd. LXI. p. 393—419.

II, 1897, Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien. Ebenda. Bd. LXII. p. 527—582.

III, 1897, Die Sehorgane der Hirudineen. Ebenda. Bd. LXII. p. 671—707.

IV, 1898, Die Sehorgane des Amphioxus. Ebenda. Bd. LXIII. p. 456—464.

V, 1899, Die Augen der polychäten Anneliden. Ebenda. Bd. LXV. p. 446—516.

VI, 1900, Die Augen einiger Mollusken. Ebenda. Bd. LXVIII. p. 379—477.

VII, 1901, Von den Arthropodenaugen. Ebenda. Bd. LXX. p. 347—473

C. Hilger, 1885, Beiträge zur Kenntnis des Gastropodenauges. In: Morphol. Jahrb. Bd. X. p. 351—371.

G. Jäger, 1877, Die Organanfänge. In: Kosmos. Bd. I. p. 94—99.

H. Johansen, 1893, Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L. In: Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. VI. p. 445—480.

J. v. Kennel, 1891, Die Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. Dorpat 1891.

A. Kowalevsky, 1900, Étude Biologique de l'Haementeria costata Müller. In: Mém. Acad. Imp. des Sciences de St. Pétersbourg. VIII^e^ série. Vol. XI. No. 1. p. 1—77.

W. Lange, 1876, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Asterien und Ophiuren. In: Morph. Jahrb. Bd. II. p. 241—286.

F. Leydig, 1864, Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen 1864.

Ders., 1865, Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken. In: Arch. f. mikr. Anat. I. Bd. p. 43—67.

M. Metcalf, 1893, The Eyes and Subneural Gland of Salpa. In: Mem. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. II.

H. Milne-Edwards, 1876, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée Tome XII. Paris 1876/1877.

O. Miltz, 1899, Das Auge der Polyphemiden. In: Zoologica. Heft 28.

Heinr. Müller, 1856, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina des Menschen und der Wirbelthiere. In: Diese Zeitschr. Bd. VIII. p. 1—122; auch Ges. Werke p. 52 ff.

Joh. Müller, 1840, Handbuch der Physiologie des Menschen. 4. Aufl. II. Bd.

W. A. Nagel, 1894, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Stuttgart 1894. (Bibliotheca zoologica, Heft 18.)

G. H. Parker, 1891, The Compound Eyes in Crustaceans. In: Bull. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXI. p. 45—140.

Ders., 1895, The Retina and Optic Ganglia in Decapods, especially in Astacus. In: Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. XII. p. 1—73.

W. Patten, 1887, Eyes of Molluscs and Arthropods. Ebenda. Bd. VI. p. 542—756.

P. Pelseneer, 1899, Les yeux céphaliques chez les Lamellibranches. In: Arch. de biol. Tome XVI. p. 99—103.

W. Pfeffer, 1901, Die Sehorgane der Seesterne. In: Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. XIV. 4. Heft; auch Diss. Tübingen.

A. Prenant, 1900, Notes cytologiques. V. Contribution á l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. 1⁰. Cellules visuelles des Hirudinées. Cils intracellulaires. In: Arch. anat. micr. Tome III. p. 102–121.

Fr. Purcell, 1894, Über den Bau der Phalangidenaugen. In: Diese Zeitschr. Bd. LVIII. p. 1—53.

E. Ray Lankester u. A. G. Bourne, 1883, The Minute Structure of the Lateral and Central Eyes of Limulus and Scorpio. In: Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XXIII. p. 177–212.

H. Reichenbach, 1879, Allgemeines über Sinnesorgane. In: Bericht über die Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt 1878—1879. p. 127—156.

C. G. T. Ruete, 1861, Über die Einheit des Princips im Bau der Augen bei den verschiedenen Thierklassen und besonders über das Sehen der Insekten mit polyedrischen Augen. Gratulationsschrift der med. Fak. zu Leipzig zu C. G. Carus 50jähr. Doktorjubiläum.

P. u. F. Sarasin, 1899, Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. II. Bd.: Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899. p. 88.

W. Schewiakoff, 1889, Beiträge zur Kenntnis des Acalephenauges. In: Morph. Jahrb. XV. Bd. p. 21—60.

K. E. Schreiner, 1896, Die Augen von Pecten und Lima. In: Bergens Museums Aarbog 1896. Nr. 1.

M. Schultze, 1867, Über Stäbchen und Zapfen der Retina. In: Arch. für mikr. Anat. Bd. III. p. 215—247.

Ders., 1868, Untersuchungen über das zusammengesetzte Auge der Krebse und Insekten. Bonn 1868.

Ders., 1869, Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. p. 1–24.

C. Semper, 1877, Über Schneckenaugen vom Wirbelthiertypus. In: Archiv für mikr. Anat. Bd. XIV. p. 117—124.

H. Simroth, 1876, Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichthiere. In: Diese Zeitschr. Bd. XXVI. p. 227—349.

J. v. Uexküll, 1901, Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel. In: Zeitschr. f. Biologie. Bd. XL. p. 447—476.

M. Verworn, 1901, Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Jena 1901.

F. Vejdovský, 1884, System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.

S. Watase, 1890, On the Morphology of the Compound Eye of Arthropods. In: Studies Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Vol. IV. p. 287—334.

V. Willem, 1892, Observations sur la vision et les organes visuels de quelques Mollusques Prosobranches et Opisthobranches. In: Arch. de Biologie. Tome XII. p. 123–149.

W. Zenker, 1867, Versuch einer Theorie der Farbenperception. In: Archiv für mikr. Anat. Bd. III. p. 248—261.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Buchstaben:

amb, »Corneamembran«; *dm*, Deckmasse; *ep*, Epidermis; *hm*, Hüllmembran; *iz*, indifferente Zelle; *izk*, Kern einer indifferenten Zelle; *kn*, Knauf eines Stäbchens in den Ocellen der Chätognathen; *lat*, lateral; *nf*, Nervenfasern; *nfi*, Neurofibrille; *ph*, Phaosom; *pzk*, Kern einer Pigmentzelle; *r*, Radicula; *rostr*, rostral; *sk*, Sehkolben; *sm*, Sekretmasse; *sn*, Sehnerv; *st*, Stäbchen; *sz*, Sehzelle; *szk*, Kern einer Sehzelle; *v*, accessorische Vacuole.

Tafel XXXV.

Fig. 1. Ocell von *Stylaria lacustris* auf einem horizontalen Längsschnitt (Frontalschnitt) durch das Vorderende. Vergr. 900fach.

Fig. 2. Das Gleiche, auf dorsoventralen Längsschnitten (Sagittalschnitten) durch das Vorderende. *a*, mehr distal, *b*, mehr proximal. Vergr. 900fach.

Fig. 3. Das Gleiche, auf einem Querschnitt durch das Vorderende. Vergr. 900fach.

Fig. 4. Ocell von *Spadella hexaptera* auf einem Querschnitt durch das Vorderende. *a*, etwas vor der Mitte, *b*, lateraler Pigmentbecher in der Mitte des Ocells. Vergr. 900fach.

Fig. 5. Rechter Ocell von *Spadella bipunctata*, Skizze nach dem lebenden Thier. Vergr. 300fach.

Fig. 6. Schnitt durch die Basis des Auges von *Pleurobranchus membranaceus*, mit Sehnervenaustritt. Vergr. 570fach.

Fig. 7. Querschnitt durch die Retina von *Gastropteron meckelii*. Vergr. 550fach.

Fig. 8. Querschnitt durch die Retina von *Patella* sp. Vergr. 550fach. Der Pfeil zeigt die Richtung des in Fig. 9 abgebildeten Schnittes.

Fig. 9. Flächenschnitt durch die Retina von *Patella* sp., etwa in der Richtung des Pfeiles in Fig. 8. Links Querschnitte durch die Enden der Sehzellen (in denen das Pigment der Deutlichkeit wegen nicht gezeichnet ist), in der Mitte durch die Stäbchen; rechts ist die Deckmasse getroffen. Vergr. 550fach.

Fig. 10. Querschnitt durch die Retina von *Turbo rugosus*. Die Pfeile zeigen die Höhe der entsprechend bezeichneten Schnitte in Fig. 11. Vergr. 900fach.

Fig. 11. Flächenschnitte durch die Retina von *Turbo rugosus*, in verschiedener Höhe (entsprechend den Pfeilen in Fig. 10). Vergr. 900fach.

Fig. 12. Schräger Flächenschnitt durch die Retina von *Murex brandaris* (Richtung ähnlich wie der Schnitt Fig. 9). Vergr. 550fach.

Fig. 13. Flächenschnitt durch die Stäbchenregion der Retina von *Helix pomatia* (nach einem mit FLEMMING'scher Lösung vorbehandelten Präparat). Vergr. 550fach.

Fig. 14. Querschnitt durch die Retina von *Helix pomatia* (nach einem mit FLEMMING'scher Lösung vorbehandelten Präparat); die Stelle stammt aus der Tiefe der Augenblase, daher Stäbchen und Zellen sehr schlank. Vergr. 550fach.

Fig. 15. Ein gleicher, von den seitlichen Theilen der Retina (nach einem mit Sublimat-Eisessig vorbehandelten Präparat). Vergr. 700fach.

Fig. 16. Stäbchen aus der Retina von *Helix pomatia*. Vergr. 700fach. *a*, aus einem mit FLEMMING'scher Lösung vorbehandelten Präparat. *b*, aus einem mit Sublimat-Eisessig vorbehandelten Präparat.

Fig. 17. Querschnitt durch die Retina von *Helix pomatia*, um die Gestalt der Sehzellen zu zeigen (nach einem mit FLEMMING'scher Lösung vorbehandelten Präparat); die distalen Theile der Retina sind schematisch gezeichnet. Vergr. ca. 400fach.

Fig. 18. Ocell von *Rhynchodemus terrestris*, auf einem horizontalen Längsschnitt durch das Thier. Vergr. 550fach.

Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam.

Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus.

Von

Dr. R. Wolfg. Hoffmann,

Assistent am zoologischen Institut in Göttingen.

Mit Tafel XXXVI—XXXVIII und 12 Figuren im Text.

Meine Untersuchungen über die Embryonalentwicklung von *Nassa mutabilis* Lam., die ich später in einer besonderen Arbeit mitzutheilen gedenke, führten mich beim Studium der Darmentwicklung dieses Prosobranchiers, auf das obige Thema. Mein Objekt schien hierfür um so mehr geeignet zu sein, als neben einem überreichen Nahrungsdotter Kerne von nicht geringen Dimensionen vorhanden waren, die schon auf den ersten Blick interessante morphologische Verhältnisse erkennen ließen. So erweckte, unter Anderem, ein außerordentlich großer Nucleolus, zumal im Kerne der großen Dotterblastomere, sehr bald die Vorstellung in mir, dass derselbe in irgend welcher Beziehung zu den in den Zellen sich abspielenden Stoffwechselvorgängen stehe. Die geringen positiven Kenntnisse, die wir über dieses so allgemein verbreitete Zellgebilde besitzen, sowie die vielen widerspruchsvollen Ansichten, die über seine physiologische Bedeutung bestehen, ließen schon desshalb eine genauere Untersuchung dieser Fragen an einem geeigneten Objekt als wünschenswerth erscheinen. Neben diesen Verhältnissen waren es vor Allem die sehr merkwürdigen Wanderungen der Makromerenkerne, sowie die eigenartigen Beziehungen, die sie und ihre Descendenten später zu dem Darmlumen aufwiesen, die meine Aufmerksamkeit in Anspruch nahmen. — Die nachfolgenden Blätter müssen entscheiden, ob meine Erwartungen durch die Resultate meiner Studien gerechtfertigt würden.

An dieser Stelle ist es mir eine angenehme Pflicht Herrn Geh. Regierungsrath Prof. EHLERS, sowie Herrn Prof. RHUMBLER für freundliche Unterstützung mit Litteratur, sowie für manche anregende Bemerkung, die mir für meine Arbeit von Nutzen war, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Äufsere Ernährungsverhältnisse.

Bekanntlich erfolgt die Embryonalentwicklung fast aller Prosobranchier innerhalb eines Kokons, d. h. eines kleinen chitinösen Gehäuses, das bei den verschiedenen Species sehr variabel in Form und Struktur ist und außer einer wechselnden Anzahl von Eiern eine einweißhaltige Flüssigkeit enthält, die neben dem Nahrungsdotter zur Ernährung der heranwachsenden Embryonen dient.

Der Kokon von *Nassa mutabilis* hat die Form eines zuckerhutartigen, schief abgesetzten Hütchens, dessen ebene Basis an der betreffenden Unterlage befestigt ist. Auf weitere Einzelheiten gehe ich nicht ein; ich will nur noch bemerken, dass sich am apicalen Pole eine von einer dünnen Membran verschlossene Öffnung befindet, welche am Ende der im Kokon verlaufenden Entwicklungsperiode des Keimes aufgelöst wird, was den ausgebildeten *Veliger*-Larven alsdann ermöglicht auszuschwärmen.

Bei *Nassa mutabilis* enthält je eine Kapsel 5—25 Eier[1]; am häufigsten kommen die mittleren Zahlen 13, 14, 15 vor; doch habe ich in selteneren Fällen auch Zahlen oberhalb oder unterhalb der angegebenen Grenzen beobachten können. Sehr merkwürdig ist die Thatsache, dass in ein und demselben Kokon oft sehr verschiedene, sonst normale Entwicklungsstadien vorkommen können, was wohl auf die durch die Konstitution bedingte, mehr oder minder große Energie des Stoffwechsels in den einzelnen Embryonen zurückzuführen ist, da ja die Eier einer Kapsel alle ungefähr gleichaltrig sind[2]. Sind die Larven eines Kokons gar zu sehr verschieden bezüglich ihres Entwicklungszustandes, so wird dieser Umstand für die zurückgebliebenen Individuen später verhängnisvoll. Zur Zeit, wo die ausgebildeten *Veliger*-Larven ihr Gehäuse verlassen, sind sie noch nicht im Stande, das Gleiche zu thun. Sie bleiben also an Ort und Stelle und gehen dabei unfehlbar zu Grunde, da sehr bald nach Eröffnung des Kokons das in ihm befindliche Eiweiß gerinnt.

---

[1] Nach BOBRETZKY 5—15.

[2] Neuerdings konnte ich ganz ähnliche Beobachtungen an Eiern von *Buccinum undatum* machen. Einzelne Embryonen waren fünf- und mehrmals so groß als andere. Ich habe indessen nicht untersucht, ob die größeren Embryonen auch weiter in der Entwicklung waren als die kleineren. Vielleicht waren die verschiedenen Dimensionen der einzelnen Thiere nur auf eine größere oder geringere Nahrungsaufnahme zurückzuführen.

Wachsthumshemmungen können jedoch auch noch auf sehr späten Stadien eintreten, wofür ebenfalls äußerlich häufig kein Grund aufzufinden ist. So beobachtete ich z. B. *Veliger*-Larven, die, im Augenblick als sie ihren Kokon verließen, etwa gleiche Größenverhältnisse aufwiesen, nach einem 14 tägigen, gemeinsamen Aufenthalt in filtrirtem Seewasser jedoch zum Theil ganz enorm differirten. Mehrfach traf ich junge Schnecken in solchen Zuchten, die ihre Gefährten um mehr als das Doppelte an Größe übertrafen. Währenddem die Schalen der einen relativ dünn und schwach waren, hatten die anderen deren so dicke, dass man sie nur mit Mühe zwischen den Fingerspitzen zerdrücken konnte. Eben so war die Zeichnung der letzteren, im Gegensatz zu der der ersteren, bereits reich ausgebildet. Dem äußeren Verhalten entsprach auch das innere. Die Organe der kleineren Schnecken zeigten nicht die Ausbildung derjenigen der größeren. Dies war besonders schön am Darmtractus zu beobachten, wo im einen Fall oft erst die Gliederung der verschiedenen Abschnitte angedeutet war, während sie im anderen bereits eine mächtige Entwicklung erhalten hatte.

Wie wir oben schon gesehen haben findet in unserem Fall bei den Larven auch noch nach dem Verlassen des Kokons eine Weiterentwicklung statt, wenn sie in filtrirtes Seewasser gebracht werden, so dass sie allein auf die in ihrem Körper eingeschlossenen Nährsubstanzen angewiesen sind und nur die zur Schalenbildung nöthigen Kalksalze aus dem Wasser beziehen können. Der Gedanke liegt desshalb nahe, den höheren oder geringeren Entwicklungszustand auf die mehr oder minder bedeutende Dottermenge zurückzuführen, die jedes Ei von der Mutter mit auf den Weg bekommt. Leider stimmt diese Theorie nicht mit der Wirklichkeit überein, wie ich mehrmals auf Schnitten zu beobachten die Gelegenheit hatte. Gerade das umgekehrte Verhältnis war die Regel. Beide Arten von Schnecken besaßen noch Reste von Nahrungsdotter, die größere Menge davon aber und in kompakteren Massen, hatten nicht die ausgebildeteren Schnecken, sondern die in der Entwicklung zurückgebliebeneren.

Während der Entwicklung von *Nassa* können wir bezüglich ihrer Ernährung drei Epochen unterscheiden: Die erste reicht vom ersten Furchungsstadium bis zum Durchbruch des Stomodäum. In ihr giebt vornehmlich der Dotter — zumal gegen das Ende des Zeitraums — das Material zum Aufbau des Embryo her. Einen Beleg hierfür bietet die Thatsache, dass gerade in diesem Zeitraum der Dotter sehr eifrig verarbeitet wird, sodann der Umstand, dass noch kein Eiweiß in den Darm aufgenommen werden kann. Auch der experimentelle Nachweis CRAMPTON's, dass es möglich ist Embryonen einer sehr nahen Verwandten von *Nassa* — *Ilyanassa* —, die bezüglich ihrer Dottermenge dieselben Verhältnisse aufweist, außerhalb des Kokons, bis zu einem gewissen niederen Larvenstadium entwickeln zu lassen — ja sogar dann noch wenn man den Dottergehalt des gefurchten Eies künstlich reducirt hat — mag hierher gehören[1].

Überdies kann darüber kein Zweifel obwalten, dass die Entwicklung der Schnecken in einem Kokon ein sekundäres Verhalten repräsentirt, welches darauf zurückzuführen ist, dass die Embryonalentwicklung durch irgend welche Umstände in die Länge gezogen wurde, wobei der Nahrungsdotter nicht mehr ausreichte.

Dass der Embryo in den ersten Stadien sich vornehmlich vom Dotter nährt, schließt natürlich nicht aus, dass die Zellen schon von Anfang an auch etwas Eiweiß aufnehmen. Dies dürfte jedoch nicht allzuviel sein, da es sich färberisch in jener Epoche in den Zellen nicht nachweisen lässt, während es sich später, nach dem Durchbruch des Stomodäums, in den Zellen deutlich als gelbe Masse dokumentirt. Der Umstand, dass bei Formen wie *Crepidula* der Urdarm überhaupt nicht zum Abschluss kommt und gleich im Stande ist, Eiweiß aufzunehmen, rührt vielleicht daher, dass hier die Entodermzellen weit weniger Dotter besitzen als bei *Nassa* und demzufolge nicht in der Lage sind, die Ernährung der Embryonalgewebe auch nur während eines kurzen Zeitraums ohne Beihilfe des Nahrungseiweiß zu übernehmen.

Die zweite Ernährungsperiode beginnt mit dem Durchbruch des Stomodäum und dauert bis zum Ausschwärmen der *Veliger*-Larven aus dem Kokon. Von diesem Zeitpunkt an nimmt der Darm aktiv Eiweiß auf. Die Ernährung durch Dotterresorption tritt in den Hintergrund. Der Dottersack verliert den Charakter einer organischen Einheit, indem sein Kern degenerirt. In dieses Stadium fällt auch der Beginn einer neuen Art von Wachsthum, nämlich derjenigen durch Dehnung der Gewebe in Folge der vom Darm in reicher Menge aufgenommenen Eiweißbestandtheile[1]. Der Druck, unter dem das im Darm eingeschlossene Eiweiß steht, ist so hoch, dass dasselbe förmlich in die Zellen eingepresst wird; dieselben erscheinen ganz von dieser Substanz durchtränkt. Ein äußeres Zeichen des großen Druckes ist ferner die Thatsache, dass die Kerne der Entodermzellen, die vor dem Durchbruch des Stomodäum an der dem Darmlumen zunächst liegenden Zellwand gelagert waren, nun durch die vordringenden Eiweißmassen nach der Mitte der Zellen, ja über erstere hinaus, verschoben werden. Sehr hübsch ist das auf frühen Stadien zu beobachten, wenn der Eiweißstrom noch nicht alle entodermalen Elemente durchfluthet hat. Man sieht dann oft die Kerne genau an der Grenze der sich gelb färbenden Substanz liegen. Das Eiweiß dringt indessen nicht nur in die Darmzellen, sondern oft sogar bis tief in den Dotter hinein, so dass die einzelnen Bestandtheile desselben wie in dieser Flüssigkeit suspendirt erscheinen. Gegen Ende der Entwicklungsepoche im Kokon gleichen sich diese Verhältnisse wieder aus und die Nahrungsaufnahme findet wieder in gemäßigterem Tempo statt.

---

[1] Bekanntlich hatte CRAMPTON Larven aufziehen können, die von gefurchten Eiern abstammten, denen er den Dottersack exstirpirt hatte. Es ergab sich, dass den betreffenden Larven die Mesoblastzellen fehlten, woraus CRAMPTON den Schluss zog, »that the presence of the yolk mass in the cell *D*, may be the stimulus which causes that cell to act differently from the other macromeres *A*, *B* and *C*«. Vielleicht wäre noch eine andere Erklärung möglich. Ich werde hierauf später zurückkommen. Ich habe mehrfach die Experimente CRAMPTON's an Eiern von *Nassa* nachzumachen versucht, bin jedoch zu keinem Resultat gekommen.

Die dritte Ernährungsperiode beginnt mit dem Ausschwärmen der Larven. Der Körper hat dann immer noch einen Theil unverarbeiteten Dotters in sich. Trotzdem vermag die Larve schon fremde Nahrungsbestandtheile aktiv aufzunehmen, wie ich mich zu öfterm auf Schnitten durch solche Thiere überzeugen konnte, die einige Zeit in unfiltrirtem Seewasser gelebt hatten. Dass auch die im Körper noch eingeschlossene Dottersubstanz genügt, um die Larve sich noch einige Zeit weiter entwickeln zu lassen, haben wir bereits oben gesehen.

Ich werde mich nun an gegebener Stelle meiner Arbeit nur mit den Erscheinungen befassen, die während der Dotterresorption an den Zellen zum Ausdruck kommen.

---

[1] Am eklatantesten tritt diese Art von Wachsthum in den Embryonen von Regenwürmern auf, vor Allem — von unseren einheimischen Formen — bei *Allolobophora foetida* (siehe meine »Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Oligochäten«). Hier schwillt der ganze Embryo zu einer enormen, kugeligen Blase an, die strotzend mit Eiweißflüssigkeit gefüllt ist, welche letztere Darm und Körperwand zu unglaublich dünnen Häuten ausdehnt. Sticht man einen solchen gemästeten Embryo an, so springt die Eiweißmasse wie ein kleiner Springbrunnen aus dem Körper hervor, während der Wurm auf den fünften Theil oder noch weniger seiner ursprünglichen Größe zusammenschrumpft.

Hand in Hand mit der Entwicklung der Embryonen im Kokon geht eine Veränderung in der Konsistenz und dem Aussehen des Eiweißes vor sich. Anfangs ist dasselbe sehr zähflüssig, hell, fast weiß, mit einem Stich ins Gelbliche. Später wird es dünnflüssiger und im Wasser leichter löslich; auf noch späteren Stadien erscheint es stark durch Stoffwechselprodukte verunreinigt.

Dies etwa sind die Verhältnisse, wie sie sich äußerlich und auf Schnitten ohne besondere Aufmerksamkeit beobachten lassen. Betrachten wir nun ein ungefurchtes Ei etwas näher, so sehen wir, dass es zum weitaus größten Theil aus Dottersubstanz besteht, der die feinkörnige protoplasmatische Partie, die den Kern enthält, wie eine flache Scheibe aufgelagert ist. Der Dotter selbst besteht aus einer im Leben gelblichbraunen Substanz, die in Gestalt von sehr verschieden großen Kugeln wie in einer anderen Flüssigkeit suspendirt zu sein scheint; siehe Fig. 1, Taf. XXXVI.

Die Wanderung der Makromerenkerne.

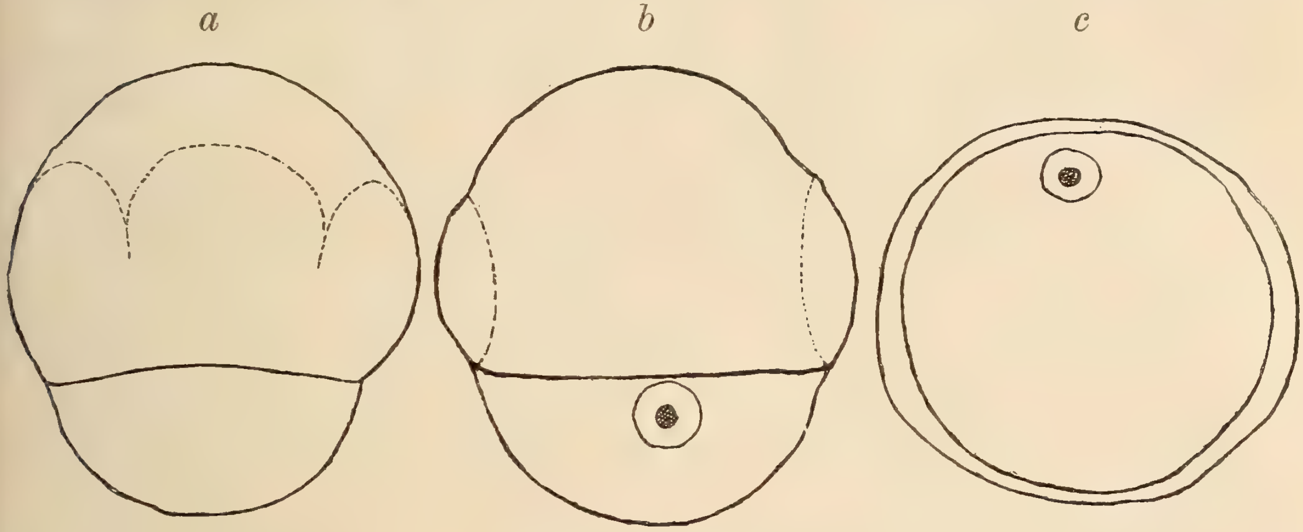
Die Furchung von *Nassa mutabilis* wird wohl im großen Ganzen so verlaufen wie bei den übrigen Prosobranchiern. Das Wenige, was ich davon feststellen konnte, schien gut mit dem von CONKLIN bei *Crepidula* beobachteten Typus übereinzustimmen[1]. Ein gewisser Unterschied besteht jedoch äußerlich schon darin, dass die Makromere *D* bei *Nassa* eine ganz ungewöhnliche Größe aufweist, während bei *Crepidula* die vier ersten Blastomeren den gleichen Umfang besitzen. Während andererseits bei dieser letzteren Form die Zelle *D* sich fortgesetzt theilt und schließlich im Organismus aufgeht, erreicht das Fortpflanzungsvermögen derselben bei *Nassa* sehr bald ein Ende. Noch ehe ihr Kern seine definitive Lage an der Ventralseite des Embryo eingenommen hat, verliert sie ihre Theilungsfähigkeit. Aus dieser Thatsache kann man a priori schließen, dass auch die Dauer ihrer Existenz — wenigstens als organische Einheit (der Dotter bleibt erhalten) — eine zeitlich beschränkte sein wird, denn Kerne in Embryonalstadien, die ihre Theilungsfähigkeit verloren haben, dürften wohl stets nach einiger Zeit zu Grunde gehen. Dass der Zeitraum ihres

---

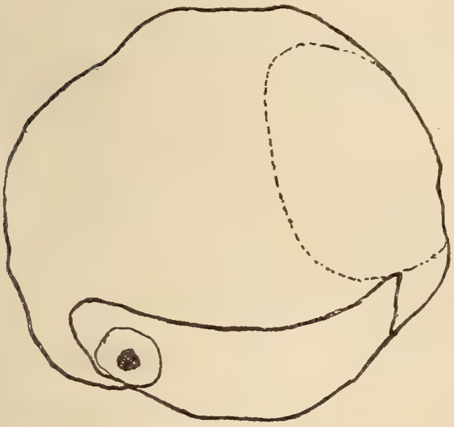
[1] Ich beabsichtigte Anfangs die Furchung bei *Nassa* zu studiren, musste dieses Vorhaben jedoch, in Folge der außerordentlich ungünstigen Verhältnisse dieses Objektes, aufgeben, die durch keine Technik vollkommen überwunden werden konnten. Vor Allem war es die Undurchsichtigkeit des Dotters, die zum Theil durch ein intensives Färbevermögen bedingt war, welche mir durch keine Methode zu beheben gelang.

Bestehens jedoch ein relativ langer sein kann, liegt auf der Hand, zumal wenn sich an die Fortexistenz der Zelle noch eine bedeutsame physiologische Leistung knüpft, die vielleicht dem ganzen Organismus zu Gute kommt.

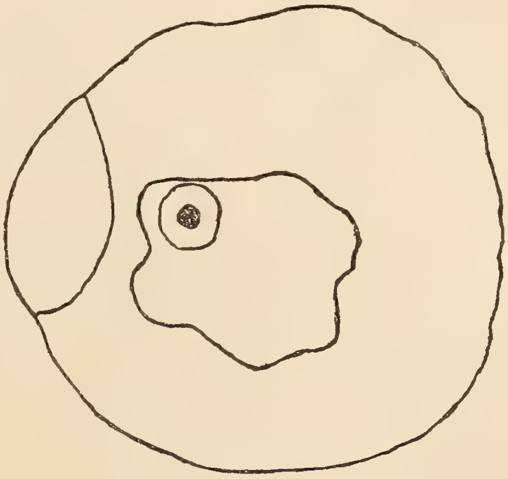
Wie bekannt erzeugen die Makromeren durch Sprossung den Ektoblast, der sich mützenförmig über sie hinwegschiebt und in der Folge sich allmählich bis zur ventralen Seite ausdehnt. Figg. 2, 3 und 4 auf Taf. XXXVI geben davon eine Vorstellung; eben so Textfig. 1*a*, 1*b*, 1*c* und 2. Bei diesem Process wird Anfangs eine primäre Furchungshöhle gebildet, die sich jedoch später wieder ausgleicht. In dem Maße, wie die Mikromerenquartette und deren Derivate die Makromeren umwachsen, sinken deren drei kleinere Vertreter in dorsoventraler Richtung und entlang der größeren Makromere nach unten



Textfig. 1*a*—*c*.
Furchungsstadien von *Nassa mutabilis* Lam. Fig. 1*a* von vorn, 1*b* von hinten, 1*c* von unten.



Textfig. 2.
Jüngeres Larvenstadium von *Nassa mutabilis* Lam. Seitlich.



Textfig. 3.
Jüngeres Larvenstadium von *Nassa mutabilis* Lam. Von unten.

(der späteren Bauchseite). Von dieser Thatsache kann man sich überzeugen, wenn man Fig. 1 und 2 Taf. XXXVI mit der Textfig. 1*a* und 1*b* vergleicht. Wir sehen bei Fig. 1 und 2 die kleineren Makromeren weit die große Zelle überragen. Auf diesen Umstand ist auch die anfängliche primäre Furchungshöhle zurückzuführen, die durch den Winkelraum zwischen der großen Makromere und ihren drei kleineren Gefährten gebildet wird. Bei *Crepidula*, wo die vier Makromeren dieselbe Größe haben, giebt es aus diesem Grund keine primäre Furchungshöhle. Indem die kleineren Makromeren nun vertikal nach abwärts sinken, verschwindet naturgemäß auch der Lückenraum zwischen den vier Dotterzellen.

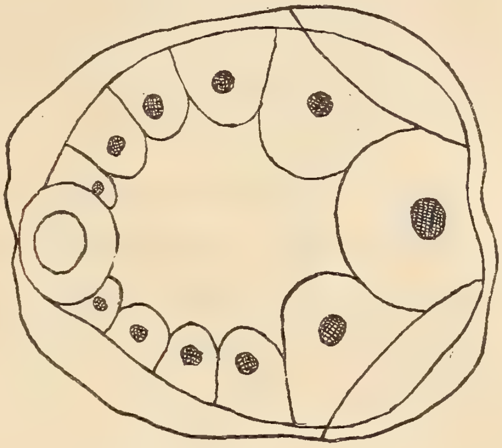
Eine mechanische Erklärung für diese Wanderung lässt sich meiner Ansicht nach zwanglos darin finden, dass der nach abwärts wachsende Ektoblast auf die kleineren Makromeren, die er wie mit einer Mütze bedeckt, einen gewissen Druck ausübt, dem sie nach unten zu — d. h. dort wo die Öffnung der Kappe ist — auszuweichen suchen. Es ist also nicht nöthig, hier an eine autonome Bewegungserscheinung zu denken.

Gleichzeitig mit dem Abwärtssinken der drei kleineren Makromeren beginnen ihre Kerne zusammen mit demjenigen der größeren Makromere eine sehr merkwürdige Wanderung nach der ventralen Seite des sich furchenden Eies anzutreten. Conklin konnte die letztere Thatsache auch für *Crepidula* beobachten. Da ich auf die betreffende Stelle seiner Arbeit wegen noch einer anderen Homologie, die sich aus ihr für beide Formen ergiebt, zurückkommen muss, so führe ich sie hier wörtlich an:

»After the formation of the fourth quartette there is a long interval before the macromeres again divide; during this time the nuclei of these cells become very large and vesicular, and contain one or more large nucleoli. These cells are composed almost entirely of yolk and their nuclei and protoplasmic portions lie near the surface just in advance of the edge of ectoblast, and in this position they move around to the ventrale pole.«

Zur Charakterisirung des eben Gesagten verweise ich auf Taf. XXXVI, Fig. 2, 3, 4, 5, sowie auf Textfig. 1*a*, 1*b*, 1*c*, 2, 3 und 4, auf welcher letzteren jedoch nur die Lage des größeren Makromerenkernes angedeutet ist. Sie wird dargestellt durch den von kleineren Entodermzellen eingefassten mittleren leeren Raum.

Ich habe bereits gezeigt, dass, während die Zellleiber der kleineren Makromeren sich längs der größeren Makromere nach abwärts schieben, ihre Kerne ebenfalls eine Wanderung nach unten antreten. Aus Fig. 4, Taf. XXXVI rechts, ersieht man deutlich, dass hier ein kleinerer Makromerenkern am äußersten Rand der Zelle nach abwärts gerückt ist. Dies geht auch schon daraus hervor, dass er nicht mehr, wie Anfangs, im Centrum seiner Plasmainsel liegt (siehe Fig. 2) sondern am ventralen Ende derselben. Während nun die kleineren Makromeren und deren Kerne vom Ektoblast gerade noch verdeckt werden, eilt der Kern der großen Makromere, welcher letztere so zu sagen den Grundstock des ganzen Embryo darstellt, stets der sich immer weiter ausbreitenden Zelllamelle etwas voraus. Trotzdem seine Peripherie fast die Ektoblastgrenze berührt, bleibt er doch bis zum letzten Augenblick von ihr unbedeckt (Fig. 4 links, sodann Textfig. 1*b* und 2). Auch bei ihm sehen wir dieselbe Erscheinung, wie bei den kleineren Makromerenkernen: Er eilt der ihm Anfangs rings umgebenden Protoplasmainsel voraus. Auf Fig. 4 links scheint er sich ganz von ihr zu emanzipiren. Allen Makromerenkernen gemeinsam ist die Thatsache, dass sie bis zur Abplattung dicht an der Peripherie ihrer Zelle liegen.



Textfig. 4.
Jüngeres Larvenstadium von *Nassa mutabilis* Lam. Optischer Schnitt, von der ventralen Seite aus gesehen.

Welche Bedeutung haben nun diese eigenthümlichen Verhältnisse und wie lassen sie sich erklären? Den Schlusseffekt der Kernwanderung werde ich später berücksichtigen. — Es bleiben drei Fälle zu erwägen: Einmal könnte die Kernwanderung rein passiv durch Verschiebungen von Bestandtheilen der Zelle, etwa des Dotters vor sich gehen. Sodann könnten wir an eine autonome Bewegung des Kerns denken. Bei dieser müssten wieder zwei Möglichkeiten berücksichtigt werden: Es könnte sich der Kern nach Art der Amöben durch Pseudopodienbildung fortbewegen, wie das ja zum öftern am lebenden Objekt beobachtet worden ist, oder durch irgend eine Taxisform.

Als dritte Bewegungsursache käme noch die Schwere in Betracht.

Hören wir zunächst Conklin: Wenn, wie manchmal angenommen wird, meint dieser Forscher, die anfängliche Polarität des Eies der

Thatsache zu verdanken ist, dass die Dottergranula ein größeres specifisches Gewicht als das Protoplasma haben, so muss angenommen werden, dass das specifische Gewicht dieser Substanzen in den späteren Furchungsstadien sich ändert, so dass die Nuclei und das Protoplasma zu einem tieferen Theil der Zelle sinken, während der Dotter zum oberen Theil derselben steigt. Die progressive Bewegung der Nuclei und des umgebenden Protoplasmas über den Dotter, die mit der Ausbreitung des Ektoblast zusammenfällt, würde gegen einen solchen Schluss sprechen und würde die Ansicht begünstigen, dass diese Bewegung des Protoplasma und der Nuclei irgend einer anderen Kraft als der Schwere verdankt wird. —

Für alle drei der oben erwähnten in unserem Falle in Betracht kommenden Bewegungsarten des Kerns giebt es in der Fachlitteratur Beispiele. In Drüsenzellen — namentlich bei Wirbelthieren — ist die Erscheinung sehr verbreitet, dass vor und während der Sekretion der Kern charakteristische Bewegungen ausführt. Vor oder mit Beginn des Drüsenaktes wandert er bei manchen Drüsen nach der dem Lumen zugekehrten Seite der Zelle, um mit der fortschreitenden Produktion von Sekret sich wieder an seinen anfänglichen Aufenthaltsort zurückzubegeben. — Während die erstere Art von Bewegung auf Chemotaxis zurückzuführen ist, geschieht die letztere rein passiv dadurch, dass der Kern durch die sich zuerst in der dem Lumen zugekehrten Seite ansammelnde Sekretmenge wieder nach rückwärts gedrängt wird. Gegen ähnliche Processe bei *Nassa* sprechen jedoch die begleitenden Verhältnisse. Man könnte sodann vielleicht daran denken, die Dotterkugeln möchten einen nach unten gerichteten Druck auf die Protoplasmaansammlung und den Kern ausüben, der eine Lageverschiebung beider Elemente in dieser Richtung ermöglichen würde. Woher sollte aber dieser Druck kommen? Aus Gründen, die in der Dotterzelle selbst liegen, doch wohl nicht — ich wüsste wenigstens keine Quellen dafür anzugeben. Doch der Ektoblast übt ja einen gewissen Druck auf die Makromeren aus — wir haben ja oben bereits darauf das Abwärtssinken der kleineren Makromeren längs der größeren zurückgeführt! Auch dieses Argument ist nicht stichhaltig. Dieser Druck ist sicher zu schwach, um Strömungen in den Dottermassen hervorzurufen, die eine Verlagerung von Protoplasma und Kern verursachen könnten. Ohne weitgehende Deformirung der Blastomeren ging es dabei nicht ab. Davon ist aber vor Allem nichts an der größeren Makromere zu sehen (siehe Fig. 2, 3, 4, eben so die Textfigur). Später freilich ändert sich Letzteres (siehe

Fig. 5, 6); dann hat aber der größere Makromerenkern schon seit Langem seine definitive Lage und die kleineren Makromerenkerne haben sich längst schon zu wiederholten Malen getheilt. Freilich platten sich schon frühe die kleineren Makromeren an der größeren Dotterzelle ab. Ein Blick auf Textfig. 6 zeigt jedoch ohne Weiteres, dass hierdurch nie und nimmer die erwähnte umfangreiche Verschiebung der Kerne zu Stande kommen konnte. Ein Hauptargument gegen diese Theorie ist andererseits auch der Umstand, dass hiermit gar nicht erklärt wird, wie es kommt, dass der Kern dem Cytoplasma auf seiner Wanderung nach der ventralen Seite des Embryo vorauseilt.

Für eine aktive Bewegung des Kerns durch Pseudopodienbildung, wie sie für das Keimbläschen der Eier einer ganzen Anzahl von Thieren zum öftern konstatirt wurde (KORSCHELT, Insekten; KNAPPE, BIDDER'sches Organ der Bufoniden), spricht wiederum nicht die äußere Form unserer Kerne. Selbst der Kern der größeren Makromere hat zu der Epoche, die für uns in Betracht kommt, noch eiförmige Gestalt[1]. — Für Karyo- oder Chemotaxis fehlt auch jede sichtbare Vorbedingung, denn vor der Hand giebt es ja ventralwärts weder besondere Zellelemente noch irgend welche wirksame Stoffe, die auf die Makromerenkerne eine Anziehung ausüben könnten, da ja der Ektoblast erst mit den Kernen die Bauchseite erreicht.

Es bliebe also nur noch die dritte Annahme — eine Bewegung der Kerne durch die Schwerkraft — übrig. Wie wir oben gesehen haben, verwirft CONKLIN diese Hypothese, selbst für den Fall, dass im Laufe der Entwicklung Kern und Protoplasma ein größeres specifisches Gewicht als der Dotter annehmen sollten, da die progressive Bewegung der Nuclei und des umgebenden Protoplasmas über den Dotter, die mit der Ausbreitung des Ektoblast zusammenhängt, gegen einen solchen Schluss gingen.

Wie es kommen soll, dass der Dotter sowie der Kern und das Protoplasma im Lauf der Entwicklung — ohne dass sich morphologisch bedeutende Veränderungen nachweisen lassen — ihr specifisches Gewicht, im Verhältnis zu einander, gerade umkehren, ist freilich kaum zu verstehen und noch weniger zu erwarten. Die Lösung unserer Frage liegt eben, meines Erachtens, auch auf einer ganz anderen Seite: Dass der Dotter gegenüber dem Kern und dem Protoplasma das specifisch leichtere Element darstellt, ist vielfach behauptet worden und entspricht auch sicher der Wirklichkeit. Ich konnte nun bereits am Anfang meiner Arbeit konstatiren, dass der animale Pol unter allen Umständen nach oben gerichtet ist. Wurde eine Glasplatte, auf die *Nassa* ihre Kokons abgelegt hatte, um 180° im Wasser gedreht, so sah nach einigen Stunden die Protoplasmainsel des animalen Pols der Eier wieder nach oben. Aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgte in der Eiweißflüssigkeit eine Drehung des ganzen Eies, das seine alte Stabilität wieder herzustellen suchte. Eine Wanderung von Kern und Protoplasma ist wohl schon desshalb nicht anzunehmen, weil einfach das Ei so wie so nicht in einer neuen Stellung, die nicht der Gleichgewichtslage entsprach, verharren konnte. Dass der Kern und das Protoplasma ein geringeres specifisches Gewicht besitzen als der Dotter ist übrigens auch an anderen Objekten zu wiederholten Malen festgestellt worden; so fand z. B. Born, dass der Kern im Froschei »offenbar wegen seines geringen specifischen Gewichtes immer nach den oberen Schichten des Eiinhalts emporsteigt«. Eben so konnte Häcker am *Moina*-Ei ein Aufsteigen des Keimbläschens in einer der Schwerkraft entgegengesetzten Richtung beobachten.

---

[1] Wir werden noch sehen, dass er später pseudopodienartige Fortsätze an der ventralen Seite erzeugt.

Wenn aber die Schwerkraft von Einfluss sein soll bei der Verlagerung der Blastomerenkerne, wie kommt es dann — so wird man fragen — dass sie nun gerade im umgekehrten Sinne wie Anfangs wirkt? — Sehr einfach, im Laufe der Entwicklung findet eine Verlagerung des Schwerpunktes statt, die zur Folge hat, dass das Ei sich im Kokon umkehrt. Die natürliche Folge davon ist, dass die specifisch leichteren Elemente — in unserem Fall sind es wieder Kern und Cytoplasma — an das nunmehrige höchstgelegenste Niveau steigen. Theoretisch ergiebt sich diese Schwerpunktverlagerung schon aus folgenden Gründen: Während im Anfang der Furchung noch das specifisch leichtere Bildungsplasma ausschließlich im animalen Pole angesammelt ist, wird dasselbe im Laufe der Entwicklung zum größeren Theil in den Mikromeren abgeschieden, die sich allmählich in der Richtung nach dem vegetativen Pole ausbreiten. Weiterhin erfolgt, wie wir bereits gesehen haben, ein nach abwärts Sinken der drei kleineren Makromeren, die einen erheblichen Rest des Bildungsplasmas mit sich führen (siehe Textfig. 1*a*). Dies ist indessen noch nicht Alles. Die größere Ansammlung protoplasmareicher Zellen findet sich nun am Wachsthumsrand des Ektoblast, der sich schon äußerlich, in Folge seiner stärkeren Elemente, als eine weißliche undurchsichtige Zone dokumentirt, während der Ektoblast in der Gegend des animalen Poles ein sehr dünnes Häutchen repräsentirt, das die Dotterkugeln vollkommen deutlich durchscheinen lässt[1]. Eine größere Ansammlung des specifisch leichteren Protoplasmas stellt endlich noch die Schalendrüse dar, die ebenfalls der vegetativen Seite näher liegt als der animalen. Je weiter die Umwachsung vor sich geht, desto mehr koncentrirt sich alles specifisch leichtere Material auf der ventralen Seite, Fig. 8 Taf. XXXVII giebt uns ein gutes Bild hiervon. Der Ektoblast ist dorsalwärts eine ganz unscheinbare Lamelle, die sicher nur wenig Einfluss auf die Gleichgewichtslage ausübt. Um keinen Punkt unerwähnt zu lassen, mache ich noch auf die anfängliche Gestalt des Keims (siehe Textfig. 1*a*) aufmerksam. Der vegetative Theil scheint hier weit schmäler als der animale. Auch diese Thatsache ist sicher nicht ohne Bedeutung für die Verlagerung des Schwerpunktes.

Die Umkehr des Keimes im Kokon habe ich leider nicht am lebenden Objekt beobachten können, weil ich zur Zeit meines Aufenthaltes in Neapel von den oben beschriebenen Verhältnissen natürlich keine Ahnung hatte. Ich erinnere mich jedoch ganz deutlich, gesehen zu haben, dass die jungen *Veliger*-Larven im unberührten Kokon ihr Velum nach oben kehrten. Da ja, wie ich durch den oben erwähnten Versuch festzustellen vermochte, das Bildungsplasma bei *Nassa* leichter ist als der Nahrungsdotter, so hat mit Berücksichtigung des eben Gesagten die Wanderung der Blastomerenkerne nichts Erstaunliches mehr. Dass die Kerne der sie umgebenden Plasmaschicht vorauseilen, führe ich auf den Umstand zurück, dass sie sich in einem homogeneren Medium, nämlich eben in der Plasmaansammlung, bewegen können, während die letztere sich durch die Dottersubstanz arbeiten muss, die natürlich dem Vordringen einen viel größeren Widerstand entgegensetzt. Weiter wie an das Ende der Plasmainsel kommt übrigens der Kern nicht (Fig. 4 Taf. XXXVI)[2].

Was nun den Umstand betrifft, dass die Kerne an der Zellwand entlang wandern, so finde ich darin nichts Außergewöhnliches. Wir haben hier nur den Ausdruck einer gewissen Adhäsion zwischen Plasma und Zellwand. Andererseits giebt es ja auch für Kern und Plasma keinen näheren Weg zum ventralen Pole, da beide ja bei unseren dotterreichen Eiern nach den verschiedenen Theilungen keineswegs, wie bei dotterarmen Blastomeren, zur Mitte der Zelle zurückkehren (was eben auch wieder auf die große Reibung dieser Substanz an den Dotterkugeln zurückzuführen ist). Dass der Weg längs der Blastomerenwand auch derjenige ist, der ein Fortschreiten der Protoplasmamasse und des Kerns am schnellsten gestattet, weil hier die geringste Reibung herrscht, liegt auf der Hand.

---

[1] Schon BOBRETZKY hat diese Beobachtung gemacht und auf seinen Figuren zum Ausdruck gebracht.

[2] In Bezug auf das specifische Gewicht dürften sich Cytoplasma und Kern ganz ähnlich verhalten.

Einige Bemerkungen über die Bildung des Darmkanals.

Das Verhalten der kleineren Makromeren gegenüber der größeren ist — nachdem sie die zukünftige Bauchseite des Embryo erreicht haben — ein sehr verschiedenes. Währenddem die letztere von nun an sich nicht mehr theilt, zerfallen die ersteren in immer kleiner werdende Elemente, die sich zusammenschließen, um die ventrale und seitliche Wand des Mitteldarmes zu bilden. Längere Zeit lassen sie jedoch noch ventral eine bedeutende Lücke frei, in die die große Blastomere einen Plasmafortsatz schiebt, an dessen Basis der Kern gelegen ist. Textfig. 4 giebt über diese Verhältnisse näheren Aufschluss. Sie zeigt uns, von der ventralen Seite aus gesehen, einen optischen Schnitt. Seitlich sehen wir hier die entodermalen Derivate der Makromeren. Der von ihnen auf der Zeichnung eingeschlossene Raum repräsentirt die dorsale Decke des Urdarmes. Sie wird gebildet von der größeren Makromere, die hier den Darm als ungeheuer große Zelle zum Abschluss bringt. Der riesige Kern derselben findet sich mehr gegen den hinteren Pol des Embryo verschoben. Auf Textfig. 3 erkennen wir seine Lage. Er erscheint hier noch etwas zur linken. Ehe sich jedoch der Blastoporus geschlossen hat, nimmt er bereits die Mittellinie ein.

Differirt der große Dotterzellkern schon auf dem oben erwähnten Stadium ganz bedeutend gegenüber den Kernen der übrigen Mitteldarmzellen, so wird dieser Unterschied im Laufe der Entwicklung noch viel beträchtlicher, da er sich, wie bereits mehrfach erwähnt wurde, nicht mehr theilt, währenddem die übrigen Entodermzellen zu immer kleineren Elementen zerfallen. Am längsten scheinen, ihrer Form nach, die beiden seitlichen kleineren Makromeren erhalten zu bleiben (siehe Textfig. 1*a* und 4, sowie Fig. 6, Taf. XXXVI); sie liegen symmetrisch am Vorderende des Embryo. Die mittlere kleinere Makromere hingegen scheint am frühesten in der Theilung aufzugehen. Bilder wie Fig. 8, Taf. XXXVII, wo der gesammte Dotter zu einer einzigen Masse verschmolzen erscheint, machen die Ansicht glaubhaft, dass der größere Theil der Dottermasse sich später von den kleineren Makromerenzellen und ihren Derivaten trennt, um mit dem Dottersack der größeren Makromere zu verschmelzen. Da das gesammte Dottermaterial später zweifellos — wie wir noch sehen werden — gesondert als einheitliche und nicht organisirte Masse weiterbesteht, in so fern, als in diesem Zustand der große Kern degenerirt ist, so darf uns die Ausschaltung des Dotters aus dem Zellleib der kleineren Makromeren auch hier nicht erstaunen.

Bei *Crepidula* scheint sich die Sache wesentlich anders zu verhalten. Der Dotter ist ja hier in den Zellen in weit geringerer Menge vertheilt; er setzt in Folge dessen auch der Zelltheilung einen nicht so großen Widerstand entgegen wie bei *Nassa*[1].

Es erübrigt, noch Einiges über die Umwandlungen zu sagen, welche die Mitteldarmanlage im Laufe der Entwicklung erleidet[2].

Wir haben schon erwähnt, dass eine geraume Zeit lang der Darmkanal durch den Blastoporus mit der Außenwelt kommunicirt. In dieser Zeit haben sich bereits die Dotterzellen in regelmäßiger Weise an einander gelegt, wie wir an dem optischen Schnitt (Textfig. 4) ja sehen können, jedoch bilden sie Anfangs, wenigstens nach vorn zu, eine nach unten geöffnete Rinne. Auch nachdem sich der Blastoporus geschlossen hat, ändert sich an diesen Verhältnissen zunächst noch nichts. Es existirt also längere Zeit keine ventralwärts geschlossene Darmröhre. Diese Rinne setzt sich jedoch nicht nach dem distalen Ende des Embryo fort. Dort nimmt der Darm ein ganz anderes Gepräge an. Hier beginnt nämlich die Region der Enteroblasten (CONKLIN), die vornehmlich den Dünndarm zu liefern haben. Dieselben sind viel kleiner und plasmareicher als die übrigen entodermalen Elemente. Sie bilden eine Platte, die sich an ihrer am weitesten nach hinten liegenden Stelle plötzlich nach oben umschlägt und sich von dort der großen Dottersackzelle dicht anschmiegt. Der größere Theil der dorsalen Wand des Darmes wird von letzterer eingenommen. Fig. 8 Taf. XXXVII zeigt dieses Verhalten deutlich. Im Laufe der Entwicklung wird nun der Dottersack vom analen Pol aus immer vollständiger umwachsen, bis schließlich der größere Theil der ehemaligen Makromere von Entodermzellen überwuchert ist. So lange jedoch noch ein Dottersack existirt, ist der Zusammenschluss der Entodermzellen kein vollständiger. Noch beträchtliche Zeit, nachdem das Stomodäum zum Durchbruch gekommen ist, ja, nachdem sich bereits der After gebildet hat, existirt noch eine relativ umfangreiche Stelle an der dorsalen Decke des Mitteldarmes, wo das Lumen desselben zu den Dotterelementen in unmittelbare Beziehung tritt. In Fig. 9 gebe ich einen absichtlich schief geführten rechtsseitigen Sagittalschnitt durch eine *Veliger*-Larve, die schon 1—2 Tage ihren Kokon verlassen hat, d. h. durch ein Entwicklungsstadium, wo sämmtliche Organe nicht nur angelegt, sondern sogar schon fast vollständig ausgebildet sind[1]. Von dem einst so mächtigen Dottersack ist hier nur noch ein kleines Überbleibsel vorhanden, das dem Magendarm anhängt[2]. Trotz dem späten Zeitpunkt besteht noch immer eine offene Kommunikation zwischen Dotter und Darmlumen. Ich möchte aus diesem Verhalten den Schluss ziehen, dass die direkten Beziehungen des Dotterrestes zum Darmlumen die Resorbirbarkeit des ersteren begünstigt und zwar wahrscheinlich dadurch, dass die Darmzellen schon in den späteren Entwicklungsperioden eine verdauende Substanz ausscheiden, die um so wirksamer ist, je unmittelbarere Beziehungen sie zu dem Nahrungsmaterial eingehen kann.

---

[1] Die Abbildungen CONKLIN's von Schnitten durch *Crepidula*-Embryonen auf Tafel VIII und IX machen übrigens den Eindruck, als wenn auch hier die Zelltheilung nur sehr langsam vor sich geht, was aber für die Kerntheilung, wie es scheint, ohne Bedeutung ist. Mit der Resorption des Dotters werden hier auch die Theilungsfurchen schneller vordringen. Dem stehen freilich an anderer Stelle Entodermzellen von weit bedeutenderer Größe entgegen, wo bereits eine vollständige Trennung von den Nachbarelementen eingetreten ist.

[2] Ich bemerke hier ausdrücklich, dass ich an dieser Stelle nur das für unser Thema Wissenswerthe anführe, und dass alle übrigen entwicklungsgeschichtlichen Resultate meiner Studien einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben.

Wenn dieser Umstand als Grund dafür anzusehen ist, dass die Umwachsung des Dotters auch im letzten Zeitraum seines Bestehens keine vollständige wird, so giebt es, wenigstens für die erste Entwicklungsepoche des Embryo, auch einen solchen, der sich auf die morphologische Bedeutung der großen Dotterzelle stützt. Wir dürfen nämlich nicht vergessen, dass wir ziemlich lange den Dottersack als eine Darmzelle von freilich ungewöhnlichen Dimensionen anzusehen haben, die in Folge ihrer Ausdehnung ein wesentliches und zwar nicht bloß morphologisch, sondern — wie wir noch sehen werden — auch physiologisch wichtiges Element des Mitteldarmes darstellt.

Bobretzky, der ebenfalls Untersuchungen über die Embryologie von *Nassa mutabilis* anstellte, hat von diesen Kernverhältnissen nichts gesehen. Trotz ihrer kolossalen Größe sind ihm die Makromerenkerne entgangen, was sicher seinen Grund in dem sich übermäßig färbenden, Manches verdeckenden Nahrungsdotter hat. Eine Andeutung des Protoplasmazapfens vor dem großen Dotterkern giebt er jedoch in Fig. 38 Taf. IX seiner Arbeit, wenngleich er irrthümlicher Weise denselben mit Dotterkugeln erfüllt zeichnet.

---

[1] Mit einziger Ausnahme der Geschlechtsorgane, die um diese Zeit erst angelegt sind.

[2] Dass der rudimentäre Dottersack gerade mit diesem Theil des Darmtractus zuletzt in Verbindung bleibt, scheint mir auf eine besondere verdauende Thätigkeit dieses Abschnittes hinzuweisen, die möglicherweise schon in embryonaler Periode ansetzt.

Über die Entwicklung, die später der »Magen« — so nannte Bobretzky den Raum, den die großen Dotterzellen begrenzen — erfährt, hat Conklin keine weiteren Untersuchungen angestellt, die einzelnen Elemente desselben scheinen bei seiner Form — keineswegs wie bei *Nassa* die große Dotterzelle — zu Grunde zu gehen, sondern einen wesentlichen Theil des Mitteldarmes zu liefern.

Bedeutung der Kernwanderung und der Lage des Kerns.

Wenn ich in einem vorhergehenden Abschnitt versucht habe die Wanderung der Makromerenkerne auf mechanische Weise zu erklären, so heißt dies natürlich nicht auch, dass diese Vorgänge, als rein zufällig gedacht, nun auch für den Organismus selbst ohne weitere Bedeutung sein müssten. Ich denke vielmehr, dass selbst diejenigen Forscher, die ein vitalistisches Geschehen annehmen, durch rein mechanische Ursachen hervorgerufene Erscheinungen unter gewissen Umständen eine für den Organismus mehr oder minder große Bedeutung zuschreiben müssen und um so mehr dann, wenn diese Erscheinungen, als causal abhängig von gewissen Entwicklungszuständen, mit unfehlbarer Regelmäßigkeit in einem bestimmten Zeitpunkte eintreten.

Dass es für die kleineren Makromeren Anfangs von äußerster Zweckmäßigkeit ist, dass ihre Kerne die ventrale Seite des Embryo aufsuchen, scheint mir, ganz abgesehen von etwaigen ernährungsphysiologischen Leistungen derselben, auf der Hand zu liegen. Sie, oder vielmehr ihre Descendenten, sind es ja, die den Magendarm liefern, da aber die Zelltheilung zunächst immer da einsetzt, wo der Kern liegt und weiterhin die Lage des Theilungsproduktes von der Richtung der Theilungsebene abhängt, so ist es natürlich nicht gleichgültig, an welchem Orte sich der Kern zur Zeit der Theilung gerade befindet[1].

---

[1] Ich will an dieser Stelle noch einmal ausdrücklich auf die kolossale Größe der Dotterzellen hinweisen. Je kleiner die Zellen sind, desto geringere Bedeutung kommt natürlich dem Gesagten zu. Sind die Entodermelemente so wenig umfangreich, dass die Lage des Zellkerns für die Theilung ohne Bedeutung

Anders liegen die Verhältnisse nun für den größeren Makromerenkern. Wenn er die ventrale Lage eingenommen hat, theilt er sich nicht mehr. Wäre die Kernwanderung nur für die Lage der späteren Zelldescendenten von Bedeutung, so müsste man diejenige des größeren Makromerenkerns für einen Vorgang ansehen, der für den Organismus vollständig bedeutungslos ist. Die später noch zu behandelnde Thatsache, dass auch die Kerne der kleineren Entodermzellen dem Darmlumen zugekehrt liegen, lässt jedoch darüber kaum einen Zweifel obwalten, dass dieses Verhalten in irgend welcher Weise für den Organismus von Vortheil ist.

Wie wir aus Fig. 8 Taf. XXXVII sehen, liegt der große Dotterzellkern dorsal über dem Darmlumen; ventral von ihm befindet sich eine Protoplasmaansammlung, in die er eintaucht, und die keine Dotterkugeln enthält. Betrachten wir nun die übrigen Zellen des Darmes, so ergiebt sich, dass ihr Verhalten ein ganz analoges ist. Der Kern einer jeden derselben ist an den dem Lumen zugekehrten Rand ihrer Zelle gerückt, vor welcher je eine größere Cytoplasmainsel lagert[1]. Ähnliche Dinge sieht man auch an den Entodermzellen der Fig. 7 Taf. XXXVII. — CONKLIN erwähnt ausdrücklich ganz dieselben Verhältnisse für die Entodermzellen von *Crepidula*. Seine Bilder würden wohl auch den größten Skeptiker überzeugen. Hoffentlich wird nun Niemand auf den Gedanken kommen, dass ich die Lagerung dieser relativ kleinen Entodermzellkerne ebenfalls auf Schwerkraftsverhältnisse zurückführe. Sie liegen ja oft gerade einander entgegengesetzt. Ich will erwähnen, dass wir es hier zweifellos mit einer Taxisform zu thun haben, wobei ähnliche Ursachen zu Grunde liegen mögen, wie bei vielen Drüsenzellen höherer Thiere.

Wenn ich nun in den folgenden Blättern beim Studium des Kerns vornehmlich denjenigen der großen Dotterblastomere berücksichtigen werde, so thue ich dies darum, weil hier die Verhältnisse am klarsten liegen, und weil derselbe sich, in Folge seiner kolossalen

---

ist — die Lage der Theilungsebene ist natürlich immer wichtig; doch dies interessirt uns hier nicht — und ist dennoch stets eine besondere Position nachzuweisen, nämlich in unserem Falle diejenige am Lumen des Darmkanals, so müssen wohl andere Gründe zur Erklärung dieser Erscheinung als obige herangezogen werden. Es werden, wie wir noch sehen werden, dieselben sein, die auch die Lage des größeren Makromerenkerns bedingen.

[1] Auf Fig. 8 Taf. XXXVII sind leider die Verhältnisse nicht so auffallend gezeichnet, wie sie in Wirklichkeit zu beobachten sind. Dies rührt daher, dass dies Bild zur Demonstration ganz anderer Dinge bestimmt war, als es diejenigen sind, die hier erörtert werden.

Größe, zu Beobachtungen ganz besonders eignet. Meine Studien erstrecken sich aber nicht allein auf den Kern der größeren Dotterblastomere, sondern auch auf die Kerne der kleineren Makromeren, die im Gegensatz zu jenem **nicht** degeneriren, sondern sich fortgesetzt theilen, sowie auch auf diejenigen kleiner und dotterarmer Entodermzellen, die sich strukturell kaum von Ektodermzellen unterscheiden.

Es erübrigt noch in der Litteratur Umschau zu halten, wo vergleichbare Bewegungserscheinungen und Lagenverhältnisse von Kernen erwähnt werden. Ich sehe von den bezüglichen Vorgängen vor und nach der Karyokinese, der Eireifung, der Befruchtung und dergleichen ab, da sie nicht so leicht mit den von mir beschriebenen Erscheinungen in Beziehung gebracht werden können.

Auf botanischem Gebiet kam Haberland in seiner interessanten Arbeit »Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns in den Pflanzen« zu dem Ergebnis, dass es keineswegs gleichgültig sei, welche Lage der Zellkern in der sich entwickelnden Zelle einnehme, und dass derselbe immer in größerer oder geringerer Entfernung derjenigen Stelle zu finden sei, wo specifische Wachsthumsvorgänge einzuleiten wären. In einer ganzen Reihe von Fällen vermochte er z. B. zu beobachten, dass Verdickungen an Zellscheidewänden durch die Nähe der Kerne bedingt waren. Sodann konnte er für die Wurzelhaare von *Pisum sativum* nachweisen, dass ihre Anlage stets durch Ausstülpung der über dem Zellkern gelegenen Partie der Außenwand, also in nächster Nähe des Kerns, stattfand. Ein ähnliches Resultat zeigte der Befund, dass in den verzweigten Wurzelhaaren von *Brassica oleracea* immer derjenige Ast zum Hauptast heranwuchs, in den der Kern hineinrückte, während der vorher bevorzugte Ast sein Wachsthum einstellte. — In neuerer Zeit hat J. Gerassimoff für *Spirogyra* den experimentellen Nachweis geliefert, dass hier das Zellwachsthum von der größeren oder geringeren Nähe des Kerns abhängig ist. Im Gegensatz zu Behrens, der annimmt, dass der Kern überall, wo Kernbewegung stattfindet, passiv vom Protoplasma mitgeführt wird, glaubt er, dass wahrscheinlich wenigstens die erste Ursache der Translokation des Zellkerns in ihm selbst zu suchen sei. Freilich scheint er für diese Ansicht keine positiven Gründe angeben zu können. Hinsichtlich der Antheilnahme des Kerns an der Bildung der Zellhaut entschieden sich Strassburger und W. Pfeffer für eine dynamische Einwirkung des letzteren auf das Cytoplasma. Haberland denkt außerdem noch an eine direkte stoffliche Betheiligung des Kerns bei der Membranbildung. C. SOKOLOWA hält diesen letzteren Faktor sogar allein für maßgebend.

Wenn HABERLAND feststellte, dass der Zellkern immer dort zu finden ist, wo specifische Wachsthumsvorgänge einzuleiten sind, so giebt O. HERTWIG den Lageverhältnissen des Kerns noch eine allgemeinere Bedeutung, indem er annimmt, dass dieselben jederzeit durch die nach Intensität und Richtung veränderlichen physikalischen und chemischen Wechselbeziehungen zwischen Kern und Zelle bestimmt werden, so dass der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen suche. — Das bekannteste Beispiel dafür, dass die Lage des Kerns durch physiologische Vorgänge im Zellleib bedingt sein kann, bieten gewisse Drüsenzellen dar, wie z. B. diejenigen des Pankreas der Wirbelthiere. Während der Sekretion bewegt sich hier der Nucleus nach dem Centrum der Zelle hin; während der Ruhe der Drüse (besser der Inaktivitätsperiode) zieht er sich andererseits nach der Basis derselben zurück (MATTHEWS). Charakteristische Kernlagen findet man ferner dort, wo Nährsubstanzen nur an einer Seite der betreffenden Zelle aufgespeichert sind. So ist nach KORSCHELT in Ovarialeiern von *Forficula*, von denen sich jedes aus je einem Eifach und einem Nährfach mit einer Nährzelle zusammensetzt, das Keimbläschen immer dicht dem letzteren angelagert. Bei *Pelagia noctiluca* und *Aurelia aurita* liegen die Kerne der einzelnen Eier dicken Zellpolstern genähert, von denen aus ihre Ernährung besorgt wird. Auch für die Ovarialeier von *Charybdea*, *Adamsia* und *Sagartia* fand KORSCHELT ganz ähnliche Verhältnisse, die alle darauf hinweisen, dass hier die Lage des Kerns nicht auf irgend welche Zufälligkeiten, sondern wahrscheinlich auf bestimmte physiologische Leistungen desselben zurückzuführen sind.

Diese Beispiele mögen genügen. Sehen wir nun zu, ob auch die besondere Lage unserer Entodermkerne für den Organismus eine praktische Bedeutung hat.

Wir haben schon gesehen, dass die Dottersubstanz ausschließlich in den Entodermzellen aufgespeichert ist und auch hier sehr bald nur in demjenigen Theil der Zellen, der später den Mitteldarm liefert. Die Zellen des Dünndarmes haben nur ganz im Anfang Dotterelemente, die sehr rasch resorbirt werden. Aber auch die übrigen Entodermzellen, mit Ausnahme der großen Dotterzelle, verlieren in kurzer Zeit ihren Reservenahrungsvorrath, zum Theil durch Verbrauch, vor Allem aber dadurch, dass sich der dotterhaltige Theil dieser Zellen von dem plasmatischen trennt und mit der Dottermasse der großen Zelle verschmilzt. Sie erhalten später ein hyalines Aussehen, das ihnen ein besonderes Gepräge verleiht (Fig. 8).

Es ist schon erwähnt worden, dass die Makromerenkerne mit einer Protoplasmainsel nach der ventralen Seite zu rücken. Auch späterhin bleiben beide Zellbestandtheile in enger Beziehung zu einander. Es ist der Ausdruck ihrer physiologischen Zusammengehörigkeit. Dass jedoch auch die übrigen Theile der Dotterzellen Protoplasmatheile enthalten, sieht man auf günstigen Schnitten durch frühe Stadien, wo sich Cytoplasmastränge zwischen den Dotterkugeln hinziehen, die in die Ansammlung dieses Zellmaterials um den Kern einmünden. Im Augenblick, wo der große Makromerenkern seinen definitiven Ort an der Bauchseite des Embryo erreicht hat, schmiegt sich die ihn umgebende Cytoplasmaansammlung noch eng der kugelförmigen Oberfläche der Dotterzelle an (Fig. 19 Taf. XXXVII). Sobald jedoch die erste Anlage des Magendarmes vorhanden ist, schiebt sich die Protoplasmamasse zipfelförmig über den großen Kern und füllt das ganze Lumen der ersteren aus (s. Fig. 17 Taf. XXXVII). Der Blastoporus führt also in unserem Falle in keine Urdarmhöhle, da dieselbe von dem Protoplasmafortsatz ausgefüllt wird. Aber auch noch eine geraume Zeit danach, nachdem sich bereits die Stomodäaleinstülpung ausgebildet hat, existirt noch kein eigentliches Darmlumen. Fig. 5 Taf. XXXVI zeigt einen Sagittalschnitt durch ein solches Stadium, auf dem noch keine Spur eines Lumens zu sehen ist. Auch die Dünndarmanlage hat zu jener Zeit noch keinen Hohlraum. Auf Fig. 8 Taf. XXXVII sehen wir diese Erscheinung endlich eingetreten. Indessen gilt dies hier nur für die mittlere Partie des Darmes. Seitlich füllt die Protoplasmamasse der großen Dotterzelle noch immer das Lumen des Magendarmes aus. Erst nachdem das Stomodäum zum Durchbruch gekommen ist, ändern sich diese Verhältnisse, indem die eindringenden Eiweißmassen dem Darmlumen immer größere Ausdehnung verleihen.

Bobretzky hat diese Verhältnisse ebenfalls schon im Groben gesehen und abgebildet, obgleich er sie ganz falsch deutet. »Die enge Magenhöhle,« bemerkt er, »ist nur an der Bauchseite des Embryo durch eine Zellwand begrenzt, während sie an der Rückenseite unmittelbar durch den Nahrungsdotter geschlossen ist.« Dies führt ihn zu der Auffassung, dass der Embryo als ein ziemlich flacher Napf anzusehen ist, welcher mit seiner konkaven Seite gegen den Dotter gerichtet ist. Wir wissen bereits, dass der Dottersack den morphologischen Werth einer Zelle besitzt und somit der Darm von Anfang an dorsalwärts geschlossen ist.

Das Vorhandensein des Protoplasmazapfens, der während der ersten Zeit der Embryonalentwicklung das Lumen des Darmrohrs ausfüllt, kann nicht belanglos sein. Der Umstand, dass vor dem Schluss des Blastoporus hierdurch dem Eiweiß der Eintritt in den Urdarm verlegt wird, scheint vielmehr darauf hinzuweisen, dass die Ernährung — namentlich der weiter nach innen gelegenen Organanlagen — vorzüglich durch Dottersubstanz geschehen soll. Nehmen wir mit Crampton an, dass die große Blastomere das organbildende Material zu gewissen Elementen des Embryonalkörpers liefert oder enthält (was in unserem Fall dasselbe bleibt), so scheint der Ausschluss des Eiweißes zur Zeit der Bildung dieser Elemente begreiflich. — Noch ein anderer Vortheil ergiebt sich übrigens aus der großen Annäherung der plasmatischen Seite der Makromere an die ventrale Darmpartie. In dieser Zeit, wo die Entwicklung sehr schnell vor sich geht, kann die direkte Assimilation bereits verarbeiteten Dottermaterials aus der großen Dotterzelle durch die dotterärmeren Elemente nur von Vortheil sein; dies wird aber ganz außerordentlich durch die Annäherung des plasmatischen Antheils der letzteren an die übrigen Darmzellen begünstigt. Dem Protoplasmapfropf scheint demnach andererseits die Aufgabe zuzufallen, eine Brücke zwischen der großen Dotterzelle und den übrigen Darmelementen zu schlagen. Dass es hierbei weniger auf die Überführung von Dotterelementen als auf bereits verarbeitetes Material ankommt, geht eben aus der ventralen Lage des dotterarmen, protoplasmatischen Antheils der Zelle und — wie wir noch sehen werden — des Kerns hervor[1].

Wie werden nun die Dotterkugeln assimilirt? Vergleichen wir die einzelnen Altersstadien mit einander, so finden wir, dass sich im Allgemeinen zuerst die Größe der Dotterelemente verringert, wenngleich auch oft gerade auf älteren Stadien einzelne außergewöhnlich große Dotterkugeln beobachtet werden können, die darauf hinweisen, dass hier und da ein Verschmelzen einzelner benachbarter Elemente stattfindet und zwar in späteren Stadien um so eher, als hier häufigere und intensivere Bewegungserscheinungen stattfinden als bei jüngeren Embryonen. Sodann werden die Räume zwischen den einzelnen Dotterkugeln größer, bis man zuletzt nur noch an Stelle des Dotters ein Maschenwerk mit schwach sich färbenden Binnenbestandtheilen erkennen kann. — Das Alles giebt uns noch keine Erklärung darüber, wie der Dotter resorbirt wird. Wir müssen nun untersuchen, ob der Dotter eine Substanz ist, die direkt zum Aufbau und zum Wachsthum der Zellelemente gebraucht werden kann, oder ob sie zu diesem Zweck erst in einen anderen Stoff umgewandelt werden muss. Wenn Letzteres der Fall ist, so müssen wir festzustellen suchen, ob dies durch Vermittelung des Kerns oder des Cytoplasmas — oder durch beide Substanzen zusammen geschieht.

---

[1] Ich vermeide es hier absichtlich Analogien für diese Vorgänge aus der Entwicklungsgeschichte anderer Thiere zum Vergleich heranzuziehen, die wohl ohne große Mühe zu finden wären, da sich nach meiner Ansicht über diese Dinge nur von Fall zu Fall entscheiden lässt und ohne eingehende Prüfung der physiologischen Verhältnisse kein Urtheil abzugeben ist.

Betrachtet man die Makromerenkerne eines frühen Stadiums im Ruhezustande, etwa zur Zeit, bevor sie ihre Wanderung angetreten haben, so bieten sie nicht gerade etwas Besonderes dar. Zufolge ihres umfangreichen Zellleibes sind sie, absolut genommen, sehr groß, besitzen meist eine ellipsoïdale Gestalt und liegen stets am Zellrand und in einer Protoplasmainsel eingebettet. Was jedoch auffällt, das ist der besonders große, meist in der Einzahl vorhandene, oft unregelmäßig geformte Nucleolus, der sich, eben so wie der Dotter, stets bei Anwendung der HEIDENHAIN'schen Methode ganz schwarz färbt: Das Chromatin ist zu jener Zeit in dickeren Brocken und Strängen im Kerne vertheilt. Was den größeren Makromerenkern betrifft, so übertrifft derselbe an Umfang schon in frühen Stadien um Einiges die kleineren Makromerenkerne; welches Verhältnis sich natürlich im Laufe der Entwicklung immer noch mehr zu Ungunsten der letzteren verschiebt, da diese sich fortgesetzt theilen, während ersterer von einer gewissen Periode an sein Fortpflanzungsvermögen verliert. Der größere Durchmesser des Dottersackkerns beträgt im Mittel etwa 50 μ, derjenige seines Nucleolus bis 35 μ.

Sehen wir uns nun einmal einige Makromerenkerne im Ruhezustande auf älteren Stadien an: Fig. 10, 11 und 12 Taf. XXXVII. Hier ist eine merkwürdige Veränderung vorgegangen: Vom Chromatin sind scheinbar nur noch Spuren zu sehen, Fig. 10. Der Kontour des Kerns ist auf der einen Seite geschwunden, währenddem er auf der anderen noch persistirt. Das Karyoplasma ist von kleinen Sekrettröpfchen erfüllt. Sehr charakteristisch ist das Aussehen des Kerns an der Stelle, wo die Membran fehlt. Betrachten wir zunächst Fig. 10, so sehen wir, dass an dieser Stelle der Kern einen Hilus besitzt, in welchen seltsamerweise der Nucleolus hineinragt. In Fig. 11 findet sich an der erwähnten Stelle zwar keine Höhlung, sondern eine

Abflachung, dafür besitzt das Karyoplasma jedoch hier einen gezackten Rand. Bei Fig. 12 endlich scheint der Kern vollständig an der einen Seite zu verschwimmen. Die Nucleolen sind auf allen drei Figuren tief schwarz gefärbt. Bei Fig. 10 ragt der sonst unauffällige Nucleolus — wie bereits erwähnt — in einen im Karyoplasma vorhandenen Hilus hinein. Bei Fig. 11 und 12 hingegen ist er der Seite, wo die Membran fehlt, nur genähert. An dieser Stelle besitzt er jedoch eine seltsame Auszackung. Alle drei Bilder haben also eine Anzahl Eigenthümlichkeiten gemein: Der Chromatingehalt des Kerns hat scheinbar abgenommen; dafür ist das Karyoplasma mit dunkel sich färbenden Tröpfchen erfüllt. An einer Stelle scheint der Kern in innige Beziehung zu dem äußeren Medium, d. i. das Cytoplasma, zu treten; auch auf den Nucleolus übt dieser Ort, wie man aus seiner Form schließen kann, einen gewissen Einfluss aus. — Hiermit sind aber noch nicht alle Besonderheiten aufgezählt, welche die drei Kerne mit einander gemein haben. Bis dicht an sie heran reicht bei jedem in größerer oder geringerer Ausdehnung eine dunkel sich färbende Masse heran. Bei Fig. 11 und 12 liegt sie vor dem Kern, dicht an jenem Territorium desselben, wo wir die charakteristischen Veränderungen nachweisen konnten; bei Fig. 10 hingegen bildet sie um den Kern einen geschlossenen Hof. Worauf ist nun diese Erscheinung zurückzuführen? Haben wir es hier mit einem Sekret zu thun oder mit einer Ansammlung feinster Dotterelemente? Allem Anschein nach mit beiden zusammen, wenigstens bei zweien der Figuren. Während sich bei Fig. 11 und 12 in der fraglichen Masse eine Unmenge kleiner dunkelgefärbter Kügelchen abheben, besteht der dunkle Hof der Fig. 10, wie es scheint, aus einer homogenen Substanz[1].

Wir kommen nun zu einem letzten Punkt: Dass sich um den Kern herum eine an Dotter relativ arme Stelle befindet, kann uns nicht erstaunen. Wir wissen, dass der Kern stets in eine größere Protoplasmamasse eingebettet erscheint; sehr eigenthümlich ist aber die Thatsache, dass die Dotterkugeln an Größe progressiv mit der Entfernung vom Kerne zunehmen. Bietet die Protoplasmainsel um den Kern herum ein Hindernis für das Vordringen der Dotterkugeln, so dass nur eine relativ geringe Anzahl derselben ihren Weg dorthin finden können, so ist schlechterdings nicht zu verstehen, warum in erster Reihe die kleineren Dotterkugeln stehen und nicht eben so viel größere. Woher kommen überhaupt die vielen kleinen Dotterkugeln in der Umgebung des Kerns[1]! Ich meine, schon diese Überlegungen in Verbindung gebracht mit den Erscheinungen, die wir vorher an den Kernen beobachtet haben, weisen uns auf die Annahme, dass die Verarbeitung des Dotters durch Vermittelung oder unter Einwirkung des Kerns vor sich geht[2].

---

[1] Die dunklen Punkte in der peripheren Schicht des Hofes sind überflüssige Zuthaten des Lithographen.

Sehen wir uns jetzt einmal den großen Makromerenkern in seiner ventralen Lage an. Fig. 7 zeigt ihn stärker vergrößert auf einem Querschnitt. Fig. 8 lässt auf einem Sagittalschnitt durch den ganzen Embryo sein Verhältnis zu Darm und Dottersack erkennen. Wir können an diesen Bildern alle Einzelheiten wiederfinden, die uns bereits bei Fig. 10, 11 und 12 aufgefallen waren. Und doch scheinen hier die Beziehungen der einzelnen Zelltheile unter einander nicht mehr dieselben zu sein. Das Karyoplasma ist auch hier mit feinen Tröpfchen erfüllt, das Chromatin schwer nachzuweisen. Der Nucleolus hat ebenfalls — wenigstens auf Fig. 8 — zackige Fortsätze. Eben solche pseudopodienartige Bildungen besitzt auch das Karyoplasma und zwar an einer Stelle, wo die Membran zurückgebildet ist. Ein Unterschied zwischen diesen und den früheren Bildern besteht jedoch darin, dass hier der Nucleolus und das Karyoplasma ihre Auszackungen nach verschiedenen Seiten aussenden, währenddem in Fig. 11 und 12 Nucleus sowohl wie Nucleolus nur an der einen Seite Fortsätze zeigen, und zwar an der Stelle, wo das Kernplasma mit dem Cytoplasma in Fühlung tritt. Auch bei dem großen Kern lässt sich jederzeit eine Sekretlache nachweisen. Dieselbe lagert ventralwärts von ihm, in der Cytoplasmaansammlung. In sie ragen die Zacken des Karyoplasmas. Dass dies kein bloßer Zufall ist, mögen alle folgenden Zeichnungen beweisen. Fig. 15, 16, 17, 18 etc., überall finden wir dasselbe Verhalten: Ventralwärts liegen die Fortsätze des Kernplasmas, dorsalwärts die des Kernkörpers[1].

---

[1] In der Nähe des größeren Makromerenkerns ist diese Erscheinung später nicht mehr so deutlich zu sehen, da durch die Bewegungen, denen die Dottermasse — zumal auf späteren Stadien — in Folge der Kontraktionen des Embryonalkörpers unaufhörlich ausgesetzt ist, eine fortwährende Untereinandermengung der einzelnen Dotterelemente stattfindet; was einerseits bewirkt, dass größere Kugeln an die Stelle der kleineren treten, andererseits, dass naheliegende Kugeln mit einander verschmelzen.

[2] Fig. 10, 11 und 12 stellen Kerne der kleineren Makromeren dar. Ich wollte absichtlich diese Verhältnisse zuerst an Kernen schildern, die nicht zu Grunde gehen; um gleich Anfangs dem Einwand vorzubeugen, wir hätten es hier mit Degenerationszuständen zu thun. Was den etwaigen Vorwurf betrifft, meine Bilder seien durch ungeeignete Konservirungsmittel hervorgerufene Kunstprodukte, so begnüge ich mich als Antwort darauf einen Ausspruch M. HEIDENHAIN's anzuführen, dem ich vollständig zustimmen kann: »Wenn die technische Behandlung Kunstprodukte erzeugt, so wird der Anblick der Zellen uniform. Je besser die Konservirung, um so mehr individualisirt sich das strukturelle Gepräge der einzelnen Zellkörper.«

Nicht immer sind sie so typisch wie auf Fig. 15, und öfters sind sie ein wenig zur Seite geschoben. Das Princip ist jedoch gewahrt. Auf den Bildern, wo keine Zacken am Kernkörper zu sehen sind, befinden sie sich meist auf dem folgenden Schnitte, der nicht berücksichtigt wurde, weil an ihm andere wichtige Einzelheiten, die demonstrirt werden sollen, nicht zu sehen waren. —

Auch sonst zeigt der Nucleolus bezüglich seiner Lage ein interessantes Verhalten. Bilder, wie Fig. 13, 14, 15, 18, scheinen darauf hinzuweisen, dass auch er durch seine Lage Beziehungen zur ventralen Seite der Zelle sucht, währenddem doch die pseudopodienartigen Bildungen am dorsalen Pole das gerade Gegentheil zu beweisen scheinen. Sehr verschieden sind die Fortsätze des Karyoplasmas. Sind sie in Fig. 7 fein und zierlich, so nehmen sie in Fig. 13, 14, 15, 17, 18 etc. zum Theil geradezu abenteuerliche Formen an. Nicht ein einziges Mal habe ich derartige Bildungen auch dorsalwärts beobachten können. Wenn hier nicht — was wir später noch besprechen werden — die Membran geschwunden ist, so zeigt die Zelle stets nach oben eine sanfte Abrundung.

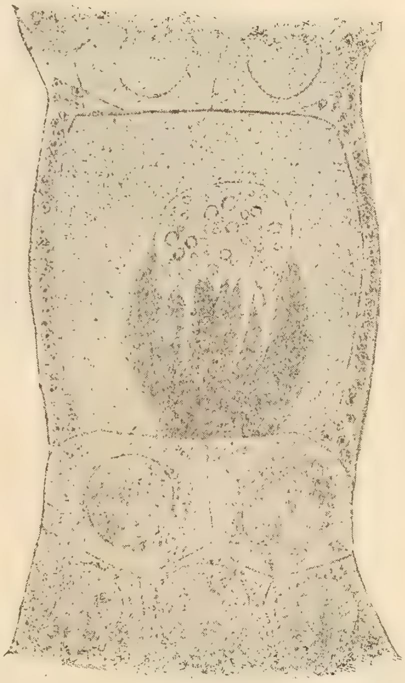
Lassen sich nun Fig. 10, 11 und 12 auf diese Bilder zurückführen? Ich denke ja. Um so mehr als der große Dotterzellkern, so lange er noch nicht seine definitive Lage eingenommen hat, oft ganz ähnliche Verhältnisse aufweist. Damit ist aber auch schon ein Hinweis auf die Lösung des Räthsels gegeben: Dort, wo Nucleus und Nucleoluszacken nach derselben Seite zeigen, liegt die Zelle noch offen da, d. h. sie ist noch nicht bedeckt von anderen Zellelementen. Auf Stadien, wie sie Fig. 7, 8, 13, 14 etc. darstellen, bildet die große Makromere hingegen bereits die dorsale Decke des Magendarmes. Die Zacken des Karyoplasmas weisen hier nach der ventralen Seite, d. h. nach dem Lumen des Darmes und den jenseits derselben liegenden Entodermzellen, der Nucleolus aber nach dem Dotter. Betrachten wir aber den morphologischen Gestaltungsprocess als Ausdruck eines physiologischen Geschehens, so scheint hiermit der Gedanke nahegelegt, dass das Kernplasma irgend welche Beziehungen zum Lumen oder zu den ventralen Zellen des Darmes sucht und findet, währenddem der Nucleolus vom Dotter beeinflusst wird. Bei Fig. 10, 11 und 12 konnten diese Verhältnisse nur zum Theil in die Erscheinung treten, weil es in diesen Stadien weder eine Darmanlage noch ein Darmlumen gab. Die Einzelheiten erklären sich aus Späterem.

---

[1] Die Sekretsubstanz auf der ventralen Seite tritt auf meinen Zeichnungen manchmal nicht deutlich genug hervor.

Ehe wir weiter gehen, wollen wir uns wieder etwas in der Litteratur nach ähnlichen Erscheinungen umsehen.

Vor Allem ist es KORSCHELT, der sich in seinen ausgezeichneten »Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns« mit ganz ähnlichen Erscheinungen an Kernen eingehend beschäftigt hat; ich will desshalb auch seine Resultate zuerst erwähnen: Bei Ovarialeiern von *Dytiscus* zeigte sich, dass das außerordentlich umfangreiche Keimbläschen sehr verschiedenartig gestaltete pseudopodienartige Fortsätze aussenden konnte, was sich sowohl im konservirten Zustand als am lebenden Objekt[1] nachweisen ließ. Diese Pseudopodien erstrecken sich stets in die aus den Nährzellen stammenden Körnchenablagerungen (Textfig. 5). Jenseits des Gebietes derselben hatte das Keimbläschen eine regelmäßige Begrenzung. Zur Demonstration der geschilderten Verhältnisse gebe ich nebenstehend zwei Textfiguren nach Zeichnungen von KORSCHELT, auf die ich später noch zurückkommen werde. Interessant für uns sind auch die Stadien (KORSCHELT's Fig. 36 und 39), wo sich entweder um das ganze Keimbläschen oder nur an einer Stelle eine breite, homogene und gelblich gefärbte Zone von eigenthümlichem Lichtbrechungsvermögen hinzieht. Während also im ersteren Fall der Kern nur an der Stelle, wo sich die Substanzansammlung befindet, Pseudopodien ausschickt, hat er im zweiten Fall deren im ganzen Umkreis seiner Peripherie. KORSCHELT zieht aus dem eigenthümlichen Verhalten des Eikerns gegenüber der von den Nährzellen gelieferten Substanz folgenden Schluss: »Da die körnige Substanz offenbar den Werth von Nährmaterial hat, welche der Masse des Eies assimilirt

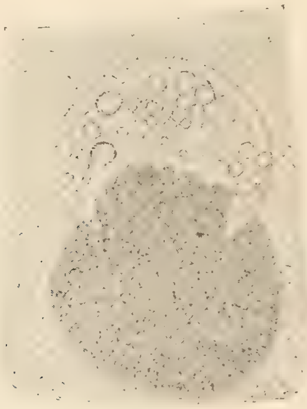


Textfig. 5.
Ein Eifollikel mit einem Nährfach von *Dytiscus marginalis* L (nach KORSCHELT). Es ist nur ein Theil der Originalfigur wiedergegeben.

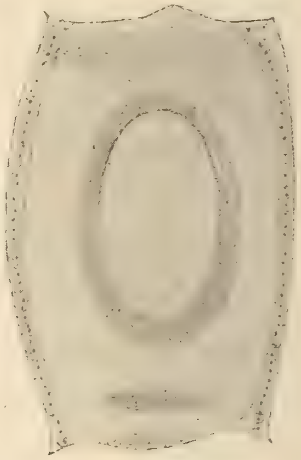
---

[1] Neuerdings durch GIARDINA bestätigt.

werden soll, so können wir die Anziehungskraft, welche der Kern auf die Körnchen ausübt, sowie seine auffallende Gestaltsveränderung damit erklären, dass er entweder direkt an der Assimilation betheiligt ist oder doch einen entschiedenen Einfluss auf die Thätigkeit der Zellen ausübt.« Was die gelbliche Zone mit eigenthümlichem Lichtbrechungsvermögen betrifft, die auf manchen Präparaten um das Keimbläschen beobachtet werden kann, so ist diese Erscheinung für ein Bildungsstadium des Eies so bezeichnend, dass Korschelt die ölartige Masse für ein Umwandlungsprodukt der vorher dort liegenden Körnchen hält: »Die Umwandlung selbst aber dürfte hervorgerufen sein durch den Einfluss des Kerns, dessen Anziehung die Körnchen dorthin zu wandern bewog.«



Textfig. 6.
Eizellkern aus dem Ovarium von *Dytiscus marginalis* L. (nach Korschelt).



Textfig. 7.
Eizelle aus dem Ovarium von *Dytiscus marginalis* L. (nach Korschelt). Nach oben ist die Erscheinung des »Verschwimmens« am Kerne zu sehen.

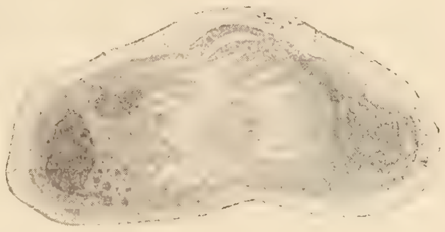
Was die Fortsätze betrifft, so möchten dieselben wohl auf das Bedürfnis des Kerns, seine Oberfläche zu vergrößern, Zwecks einer intensiven Einwirkung auf die Zelle zurückzuführen sein. Welcher Art diese Wirkung sei vermochte Korschelt nicht festzustellen. Für uns interessant ist auch die Thatsache, dass an manchen Stellen der Inhalt des Kerns direkt in das Zellplasma überzugehen schien, indem der Kontour hier nicht nachzuweisen war. Hierher gehört auch die eigenthümliche Erscheinung des »Verschwimmens«, wo die peripheren Theile des Kerns sich wie im umgebenden Protoplasma zu verlieren scheinen (siehe Textfig. 7)[1]. Diese Erscheinung lässt sich nicht nur an konservirten Eiern, sondern auch im Leben nachweisen. Korschelt glaubt, dass sie, eben so wie die Pseudopodienbildung, eine innige

---

[1] Auch an den Spinndrüsenkernen von Schmetterlingsraupen konnte Korschelt diese Erscheinung zum öftern feststellen.

Berührung zwischen Karyo- und Cytoplasma bezwecken möge. Die so geübte Beeinflussung der umgebenden Substanz durch den Kern ließe sich mit einer fermentartigen Wirkung vergleichen. Sicher nehme der Kern Substanz in flüssiger oder fester Form in sein Inneres auf. Ob er dieselbe jedoch zu seinem Aufbau verwerthe, oder sie wieder nach außen abgebe und sich auf diesem Wege am Aufbau des Zellkörpers betheilige, könne er nicht entscheiden.

Wenn aus Obigem zunächst hervorgeht, dass der Kern bei der Verarbeitung von Nahrungssubstanzen eine Rolle spielt, so weisen andere Beobachtungen darauf hin, dass er sich auch bei der Sekretion betheiligt. So werden bei *Nepa* die Doppelzellen, welche die Bildung der »Strahlen« am Ei übernehmen, enorm groß — bis zu 1,3 mm und senden an ihrer Innenseite nicht scharf kontourirte Pseudopodien aus. Dieselben sind stets nach jener Stelle gerichtet, wo die Bildung der »Strahlen« erfolgt (siehe Textfig. 8). Ob hier der Kern wirkliche Theile an die Zelle abgiebt, oder durch die bloße Berührung mit dem Cytoplasma fermentartig auf letzteres einwirkt, wagt KORSCHELT nicht zu entscheiden. Thatsache ist es indessen, dass die Kerne außergewöhnlich reichliche Mengen stark färbbarer Substanzen in Form größerer Ballen oder einzelner Körner enthalten, die wahrscheinlich mit der Sekretion etwas zu thun haben. Ähnliche pseudopodienartige Bildungen finden sich noch an den secernirenden Zellen vieler anderer Thiere: So an den Spinndrüsen von Schmetterlingsraupen, Blattwespen und Phryganidenlarven, den Speicheldrüsen von Hemipteren und *Chironomus plumosus* etc. — Im Allgemeinen findet man namentlich dort bei Wirbellosen pseudopodienartige Bildungen, wo die Zellen größere Mengen Nährstoffe aufgespeichert, oder wo sie irgend welche Sekretstoffe zu liefern haben.



Textfig. 8.
Querschnitt einer Doppelzelle aus dem Eifollikel von *Nepa cinerea* L. (nach KORSCHELT).

Dies mag vor der Hand genügen. Wir wollen nun sehen, ob einige der von KORSCHELT für seine Objekte angegebenen Deutungen sich auch in unserem Fall verwerthen lassen.

Aufnahme und Abgabe von Stoffen bei den Dotterzellkernen.

Die vorerwähnten Resultate sprechen so offenkundig für eine Betheiligung des Kerns an der Assimilation von Nahrungsbestandtheilen, dass der Gedanke sehr nahe liegt, für unseren in mancher Beziehung recht ähnlichen Fall nach Homologien auszuschauen. Wie wir oben sahen, konnte KORSCHELT konstatiren, dass bei *Dytiscus* der Kern seine Fortsätze stets in die Nährsubstanzen hineinschickte; niemals entstanden die ersteren dort, wo keine derartige Materie in der Nähe war. Trifft das nun für unser Objekt zu? Ich denke nein, denn dort, wo die pseudopodienartigen Fortsätze des Kerns entstehen, ist gerade die einzige Stelle, wo keine Dotterkugeln vorhanden sind. Die Regelmäßigkeit dieser Erscheinung — ich konnte nicht ein einziges Mal bei dem großen Makromerenkern Pseudopodien an der Dotterseite feststellen — lässt darauf schließen, dass dieselbe in unserem Fall nichts mit der Dotterassimilation zu thun hat. Es giebt jedoch andere Momente, die den Gedanken einer aktiven Betheiligung des Kerns an der Dotterresorption nahe legen.

Wir haben bereits mitgetheilt, dass der Kern eine ausgebildete doppelt kontourirte Membran besitzt, die namentlich auf frühen Stadien stets deutlich zu sehen ist. Nachdem jedoch der Kern seine ventrale Lage eingenommen hat, beginnt dieselbe zum Theil zu schwinden. Diejenigen Stellen jedoch, die stets davon erhalten bleiben, sofern nicht der Kern seiner Membran in der ganzen Peripherie verlustig geht, sind die seitlichen Partien. Die pseudopodienartigen Fortsätze waren stets nackt. (KORSCHELT konnte für sein Objekt zuweilen auch diese Thatsache feststellen.) An der dorsalen Decke der Kernwand waren fast immer Defekte[1]. Mit Vorliebe lagen an diesen Stellen fest angedrückt Dotterkugeln. Ja oft war die Kontinuität der Membran nur dort unterbrochen, wo sich Dotterkugeln dem Kerne dicht angepresst hatten (Fig. 7, 13, 20). KORSCHELT konnte für *Dytiscus* (s. p. 20 und 21) eine ähnliche Thatsache feststellen. Somit scheint es festzustehen, dass bei Berührung des Kernes mit einer Dotterkugel die Auflösung der Membran erfolgen kann und es ist zu erwägen, ob nicht auf diese Weise überhaupt der Schwund der Kernmembran an der Dorsalseite stets zu erklären ist.

Dass der Kern eine direkt anziehende Wirkung auf die Dotterkugeln ausübt, scheint mir aus Bildern wie Fig. 13 und 20 hervorzugehen, wo anscheinend durch jene nackten Stellen Dotterkugeln in den Kern eingewandert sind; doch ist es nicht ausgeschlossen, dass auch hier der Dotter Anfangs in feinster Vertheilung aufgenommen wurde und sich später wieder im Karyoplasma in Kugelform ausgeschieden hatte. Bilder wie diese sind übrigens nicht die Regel. Ich halte sie für den Ausdruck eines äußerst intensiven Stoffwechsels.

---

[1] Auf den abgebildeten Schnitten ist diese Stelle nicht immer getroffen.

Ein zweites Moment für eine Stoffaufnahme des Kerns bietet die schon an anderer Stelle erwähnte Thatsache, dass auf gewissen Bildern wie Fig. 11 und 12 die Dotterkugeln um den Kern weit geringeren Durchmesser besitzen als in größerer Entfernung von ihm. Einen dritten Hinweis hierfür giebt uns das eigenthümliche Verhalten des Nucleolus, der in den meisten Fällen nach der dorsalen Seite des Kerns Fortsätze ausschickt, während dies an der ventralen Seite niemals zu konstatiren ist (siehe Fig. 8, 13, 15, 16 etc.). Dass diese Pseudopodienbildung nicht immer rein dorsal stattfindet, liegt daran, dass eben die Lage des Dotters allein diese Erscheinung bedingt und nicht etwa die Richtung der Querachse des Embryos. Der Dotter liegt nun keineswegs immer nur genau nach oben, sondern erstreckt sich auch oft längs der Seitentheile des Kerns. Da nun der Nucleolus dort Pseudopodien aussendet wo er dem Dotter am nächsten ist, so geschieht dies naturgemäß nach dorsalwärts, denn seitlich verhindern ihn große Kernplasmapartien daran (siehe Fig. 7, 15 etc.). Jetzt verstehen wir auch, warum in Fig. 11 und 12 der Nucleolus nach der Seite Pseudopodien ausschickt, gegen die auch die Zacken des Karyoplasmas gerichtet sind: Dorthin zu liegen ja die nächsten Dottertheile.

Können nun die Fortsatzbildungen des Nucleolus vielleicht in Beziehung gebracht werden zu der Dotterverarbeitung — ich werde in einem späteren Abschnitt auf diesen Punkt zurückkommen — so scheint dies für die Zacken an der ventralen Partie des Karyoplasmas zunächst nicht möglich zu sein.

Ich habe bereits angeführt, dass, nach Korschelt, die »Strahlen« von Zellen erzeugt werden, deren Kerne Pseudopodien besitzen, die auf die Bildungsstätte dieser Dinge hinweisen. Noch andere Momente ließen vermuthen, dass hier ein Sekretionsprocess stattfindet, an dem der Kern direkt oder indirekt betheiligt ist. Für den großen Makromerenkern glaube ich nun thatsächlich festgestellt zu haben, dass derselbe eine Substanz producirt, die vorzüglich an der ventralen Seite zur Ausscheidung kommt. Ich habe hierfür folgende Gründe: Dass der Kern selbst mit Flüssigkeit durchtränkt ist, ist ganz augenscheinlich. Nicht nur Tropfen lassen sich in ihm nachweisen, sondern häufig auch Rinnen und Straßen, die sich oft vom Nucleolus aus nach der Peripherie des Kerns erstrecken und zwar meist in annähernd dorsoventraler Richtung. Diese Straßen sind es nun, die dem Kern ventralwärts seine eigenthümliche Gestaltung verleihen. Die Zacken desselben werden nämlich erzeugt durch abfließende Sekretbahnen. Indem mehrere Rinnen in geringer Entfernung neben einander ausmünden, entstehen eine Art von Landzungen in dem Karyoplasma. Das producirte Sekret hat, dem Anschein nach, die Eigenschaft, dort wo es in Berührung mit der Kernmembran kommt, dieselbe aufzulösen.

Aus Vorstehendem sehen wir, dass man in unserem Fall eigentlich nicht von Pseudopodienbildung sprechen kann, da wir es hier nicht mit durch aktives Hervorströmen des Karyoplasmas erzeugten Fortsätzen zu thun haben, sondern mit einer Art Fetzenbildung. In so fern sind also unsere Bilder von den KORSCHELT'schen Figuren (Fig. 20, 33, 36 etc.)[1] schon in Bezug auf ihre Entstehung verschieden. Rein morphologisch unterscheiden sie sich dagegen von letzterer dadurch, dass sie oft weit über die eigentliche Kernmasse hinausragen, während man bei dem großen Makromerenkern, wenn man den ventral fehlenden Kontour dieses Gebildes herstellen würde, keinen der Zacken hierdurch abschneiden könnte. Ein ähnliches Bild liefert KORSCHELT in seiner Fig. 21[2]. Ob dasselbe auf ähnliche Ursachen zurückzuführen ist, steht mir nicht an zu entscheiden. KORSCHELT glaubt, dass die Pseudopodienbildungen eine Oberflächenvergrößerung bezwecken mögen. Auch in unserem Fall könnte ein derartiges Moment vielleicht, trotz der verschiedenen Entstehungsweise der Fortsätze, eine gewisse Bedeutung haben.

Doch suchen wir nun auch unsere Behauptung zu beweisen: Sehr charakteristische Bilder bieten die Fig. 13, 17, 18, 18*a*, 20, 20*a*. Es sind Stadien, wie ich sie oft angetroffen habe und zwar in allen Abstufungen. Sie sind dadurch zu Stande gekommen, dass Sekretvacuolen zu einzelnen Lachen zusammengeflossen sind, die schließlich auf der ventralen Seite ihren Abfluss suchten und fanden. Ein Blick auf Fig. 18 und 18*a* (beide Bilder stellen zwei auf einander folgende Schnitte dar) macht diese Erscheinung sofort klar. Fig. 20 und 20*a* stellen ebenfalls zwei auf einander folgende Schnitte dar. Der vor Fig. 20 liegende Schnitt sieht ähnlich wie Fig. 20*a* aus, denn der Kerntheil dieses Stückes der Zelle ist hier ebenfalls auf der ventralen Seite abgerundet und mit einer Membran versehen. Diese Bilder zeigen uns klar, dass hier gar keine richtige Pseudopodienbildung vorhanden ist. Der Kern ist vielmehr ein ovales Gebilde, das an seiner ventralen Seite ein unregelmäßiges mit Ausbuchtungen versehenes Loch besitzt, das dadurch entstanden ist, dass an jener

---

[1] Siehe auch unsere Textfig. 5.

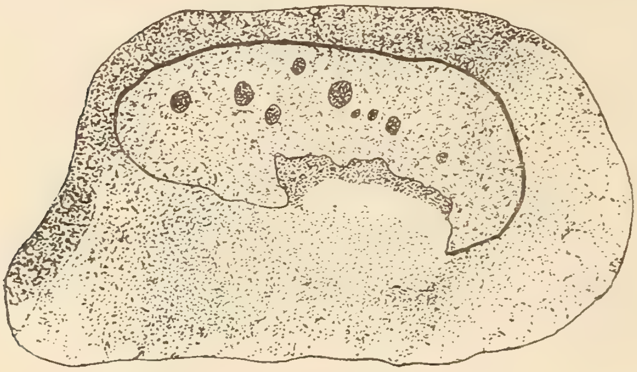
[2] Siehe unsere Textfig. 6.

Stelle zahlreiche kleinere Sekretvacuolen zu einer gemeinsamen Masse zusammengeflossen sind die sich nach unten einen Ausweg gesucht hat.

Sehr deutlich tritt uns hier auch die Thatsache entgegen, dass das abfließende Sekret eine auflösende Wirkung auf die Kernmembran ausübt. Wie wären sonst Bilder wie Fig. 13, 14, 15, 17, 18 etc. zu verstehen! Hier wird die Kontinuität der Kernmembran oft so scharf unterbrochen, dass sie das Karyoplasma an der Ventralseite auf Schnitten wie eine Kralle überdacht (siehe vor Allem Fig. 14, 17 und 18*a*). Sehr eigenartig verhält sich oft der Nucleolus zu den ventralen Einbuchtungen des Kerns. In Fig. 10 haben wir davon schon ein Beispiel gehabt. Hier ragte derselbe in einen am Kern befindlichen Hilus hinein. Fig. 13, 15 und 18 geben ganz ähnliche Bilder. Sollten sie ganz auf Zufall beruhen? Dies wäre doch sehr merkwürdig, zumal sie durchaus nicht selten sind. Nun könnte man freilich annehmen, dass der Nucleolus in solchen Fällen, weil er ungefähr die Ausdehnung des Kernquerdurchmessers habe, immer am ventralen Rande des letzteren liegen müsse. Aber man würde hierbei außer Auge lassen, dass der Kern anfänglich offenbar weit breiter gewesen war — wie sich schon aus Fig. 14 und 18 ergiebt, wo sich mühelos die ehemalige Umgrenzung des Kerns rekonstruiren lässt — und dass andererseits die zum Durchbruch kommende Sekretvacuole auch mehr seitlich hätte ausmünden können, was ich nie zu beobachten die Gelegenheit hatte. Warum fließt überhaupt das Sekret immer ventralwärts ab? Ich habe nicht ein einziges Beispiel angetroffen, wo eine Sekretvacuole dorsal ausmündete. Hieraus scheint mir doch hervorzugehen, dass an der ventralen Seite ganz besondere Umstände obwalten müssen.

Nicht immer bilden sich indessen an der ventralen Seite des Kerns die geschilderten pseudopodienartigen Fortsätze. Manchmal findet auch ein Abfluss des Sekrets unter der Erscheinung statt, die Korschelt treffend mit »verschwimmen« bezeichnet hat. Sie besteht darin, dass größere Randpartien des Kerns, ja manchmal sogar die ganzen peripheren Theile unmerklich in das Cytoplasma überzugehen scheinen, so dass es recht schwer fällt, den Kern an dieser Stelle abzugrenzen. Fig. 20, 23, 24, 31 Taf. XXXVIII sind Beispiele hierfür. Aber auch hier findet der Sekretabfluss immer auf der ventralen Seite statt. Die Erscheinung ist zweifellos auf eine besonders intensive Thätigkeit des Kerns zurückzuführen, die den letzteren sich ganz wie ein Schwamm mit Flüssigkeit imbibiren lässt. Dass hierbei oft breite Straßen im Karyoplasma erscheinen, wie in Fig. 23

und 24, darf uns nicht in Erstaunen setzen[1]. Wie wir schon gehört haben, hat auch Korschelt derartige Zustände beobachten können und da sie sich auch im Leben konstatiren ließen, so ist wohl von der Erklärung abzusehen, dass wir es hier mit Kunstprodukten zu thun haben. Übrigens würde hiergegen auch wieder die Thatsache sprechen, dass die Erscheinung nur an der ventralen Seite des Kerns auftritt. In solchen Figuren finden wir übrigens wieder einen neuen Beleg für unsere Annahme, dass das im Kern gebildete Sekret die Membran desselben aufzulösen vermag, denn neben dem Umstand, dass hier das Karyoplasma sich von dem äußeren Medium, durch seine vom Sekret erzeugte Dunkelfärbung, kaum unterscheidet, ist es ja vor Allem das Fehlen der Membran, was das »Verschwimmen« verursacht.



Textfig. 9.
Riesenzelle von *Doto* (nach Montgomery).

Bilder, wie ich sie in Fig. 13, 14, 15, 17, 18, 20 wiedergegeben habe und wie sie Korschelt unter Anderen vorführt (Textfig. 6), sind übrigens auch von anderen Autoren gelegentlich veröffentlicht worden. Nebenstehend (Textfig. 9) gebe ich nach Montgomery den Kern einer jener merkwürdigen »Riesenzellen« wieder, wie sie bei *Doto* in der Zahl von 30—40 in der Kopfregion liegen, und die vielleicht eine Funktion, vergleichbar derjenigen der Lymphdrüsen, ausüben. Dass wir es hier mit ganz ähnlichen Verhältnissen wie bei *Nassa* zu thun haben, scheint mir aus Montgomery's beigegebener Bemerkung zu folgen; er sagt: ». . . . a wholly or nearly wholly clear speace often occurs in the cytoplasma at one side of the nucleus situated closest to the center of the cell, and the nucleus may often surround it to some extent. Where the nucleus comes into contact with this space its membran is thinnest and its outline irregular, and quite fragmently this margin of the nucleus is produced into long, irregular, amoeboid processes, which extend into the space in question and pass around it. These appearances would show that the nucleus in a certain functional relation to the metabolic changes of the cytoplasm, not improbably that it assimilates certain substances produced in the latter.« Ich bin der Überzeugung, dass wir es hier mit einem analogen Fall zu thun haben. Eine spätere Untersuchung dieses interessanten Objekts wird wahrscheinlich feststellen, dass der helle Fleck zur Seite des Kerns eine Sekretlache repräsentirt, was für Zellen, die »perhaps have a function similar to that of lymph glands« nicht weiter erstaunlich sein dürfte[1].

---

[1] Natürlich ist der Kern in toto nicht zerfetzt, wie es die Schnittbilder in Fig. 23 und 24 glauben machen. In Wirklichkeit bestehen dort, wo sich die Sekretstraßen befinden, Höhlungen im Kern.

Nun wird uns auch Fig. 10 klar. Die umfangreiche Sekretmasse, die den Kern umgiebt, ist ein Ausscheidungsprodukt desselben, das ihn an der Seite verlässt, wo sich der Hilus befindet. Die Hofbildung ist aller Wahrscheinlichkeit nach eine Adhäsionserscheinung zwischen Karyoplasma und Sekret. Ich will natürlich nicht leugnen, dass auch kleine Sekretmengen an anderen Stellen den Kern verlassen können, nur zeigt eine Hilusbildung, wie sie auf Fig. 10 oder 30 zu sehen ist, dass eben dort die größere Menge des Sekrets aus dem Kern fließt.

Wie verhält sich der Nucleolus zur Sekretbildung?

Wir haben bis jetzt konstatiren können, dass der Kern ein Sekret producirt, das nach einer Seite abfließt. Dass er Stoffe von außen aufnehmen muss, damit er das Sekret erzeugen kann, ist klar. Dieselben können entweder aus dem Cytoplasma herstammen, oder identisch mit dem Dotter sein. Letztere Annahme ist wahrscheinlich die richtige. Die Beziehungen des Kerns an der Dorsalseite zum Dotter scheinen dies wahrscheinlich zu machen; um so mehr als gerade an der Dotterseite kein oder nur wenig Cytoplasma vorhanden ist, währenddem andererseits die ventral vom Kern gelagerte Protoplasmamasse nur geringe Mengen von Dotter besitzt, die sie zu Nahrungsstoffen für den Kern verarbeiten könnte.

Ganz objektiv betrachtet widerstrebt uns schon die Ansicht, dass der außerordentlich große Nucleolus, der einen guten Theil des Kernraumes wegnimmt, beim Stoffwechsel nicht betheiligt sein soll, geschweige denn, dass er nur als werthloser Auswurfstoff des Kernstoffwechsel zu betrachten sein möge. Neuerdings hat HÄCKER sehr merkwürdige Beziehungen zwischen der Zahl der Nucleolen und der vom männlichen und weiblichen Kern stammenden Chromatinsubstanz in den Keimzellen aufgedeckt. Vielleicht wohnt auch in unserem Fall der Thatsache eine Bedeutung bei, dass die Kerne der Dotterzellen bis vor dem Durchbruch des Stomodäum — d. h. der Aufnahme von Einweißsubstanz in den Darm — fast ausschließlich einen Nucleolus besitzen, währenddem die Ektodermkerne für gewöhnlich zwei bis vier Nucleolen haben. Auf späteren Stadien findet man auch bei den Entodermzellen meist eine größere Anzahl von Nucleolen. Auf jüngeren Furchungsstadien kam es öfters einmal vor, dass auch Dotterzellkerne zwei Nucleolen hatten (s. Fig. 4 Taf. XXXVI). Für den großen Dotterzellkern habe ich für die Epoche, wo er an der Bauchseite des Embryo lagerte, nur ein einziges Mal mit Sicherheit einen accessorischen Nucleolus nachzuweisen vermocht (siehe Fig. 25 Taf. XXXVIII). Da die Dotterkugeln sich mit dem HEIDENHAIN'schen Verfahren ganz ähnlich färben wie der Nucleolus, so bin ich für Fig. 13 im Zweifel, ob der nach unten rechts zu liegende runde Körper ein accessorischer Nucleolus oder eine Dotterkugel ist. Ich möchte eher das Erstere glauben. Da ich ähnliche Bilder sonst nicht fand, so muss ich annehmen, dass in der Regel der Kern der großen Dotterzelle nur einen Nucleolus hat[1].

---

[1] Ich lege auf dieses Beispiel ganz besonderes Gewicht, weil es von einem Forscher stammt, der sich mit unserem Gegenstand nicht beschäftigt hat, und diese Beobachtung nur beiläufig mittheilt.

Lässt sich nun am Nucleolus etwas wie eine Struktur erkennen? Bilder wie Fig. 2, 3, 4, 5, 8, 10, 11 etc. zeigen davon gar nichts. Aber schon bei ausgiebiger Extraktion der mit dem HEIDENHAIN-schen Verfahren gefärbten Objekte erblicken wir selbst in ganz jungen Kernen eine feine Vacuolisirung, die um so deutlicher auftritt, je dünner die Schnitte sind. Also auch dort, wo wir den Nucleolus als ganz schwarzen Fleck sehen, haben wir es immer mit einer Vacuolisirung desselben zu thun, die an dem betreffenden Objekt nur nicht zum Ausdruck gekommen ist. Am besten wird dies durch die Thatsache bewiesen, dass meistens Endschnitte durch den Nucleolus, die ja gewöhnlich dünner ausfallen als mittlere Schnitte, die Vacuolisirung zeigen. Bei Anwendung von EHRLICH'schem und BÖHMER-schem Hämatoxylin oder dem Triacidgemisch ist diese feine Struktur stets nachzuweisen (siehe Fig. 7 Taf. XXXVII). Je älter die Zellen werden, desto gröber und besser sichtbar werden die Vacuolen, so dass sie endlich auch bei der stärksten Färbung zum Ausdruck kommen. Bei den kleineren Entodermzellen habe ich diesen Process nicht weiter verfolgt; er kann eine gewisse Grenze nicht überschreiten, denn da diese Zellen sich konstant theilen, so wird der Kernkörper wahrscheinlich stets vor der Karyokinese aufgelöst, um im Ruhestadium wieder neu gebildet zu werden. Beim Nucleolus des großen Dotterzellkerns ist eine Neubildung ausgeschlossen, da derselbe sich nicht mehr theilt. Wir können sonach seine allmähliche Degenerescenz verfolgen, was vielleicht auf einige Fragen über dieses bis jetzt noch so räthselhafte Gebilde einiges Licht verbreiten wird.

---

[1] Ich machte im Allgemeinen die Erfahrung bei *Nassa*, dass ein Kern um so eher nur einen großen Nucleolus hatte, je größer er war, und je mehr Dottersubstanz die ihm zugehörige Zelle in sich fasste.

Die Degenerescenz des Nucleolus scheint in dem großen Dotterzellkern Hand in Hand mit der Rückbildung des ganzen Gebildes zu gehen. Natürlich geschieht dies nur ganz allmählich. Ein allgemeiner Zeitpunkt für den Beginn dieser Periode ist der Durchbruch des Stomodäum. Von da an sehen wir rasch die einzelnen Zustände auf einander folgen. Wie lange jedoch trotz Allem noch Reste des Kerns persistiren, beweist die schon citirte Fig. 29, die einem Schnitt durch eine Larve entnommen ist, die schon 1—2 Tage ihren Kokon verlassen hatte. Wann der Kern als organisches Gebilde zu existiren aufhört, ist schwer zu sagen. Sein langes Persistiren mag vielleicht darauf hindeuten, dass er noch eine beträchtliche Zeit hindurch zu vegetiren vermag, nachdem er für seine Zelle bereits seit Langem bedeutungslos geworden ist. Außer an dem Zugrundegehen des Nucleolus zeigt sich die Rückbildung des Kernes an dem Homogenerwerden des Karyoplasmas, an der Einziehung der Fortsätze und schließlich an der allmählichen Verringerung des Volumens. Die Membran kann vollständig aufgelöst werden (Fig. 27); oder sie kann sogar im ganzen Umkreis des Kerns zu guter Letzt noch ausgeschieden werden (Fig. 28). — Die am Nucleolus zu beobachtenden Folgezustände sind nur die Fortsetzung des normalen Verhaltens. Die Anfangs äußerst zarte Vacuolisirung seiner Substanz wird immer grobmaschiger, die Vacuolenwände dünner (Fig. 20, 21, 22), bis schließlich mit dem Erscheinen mäandrischer Formen im Kernkörperchen (Fig. 26 und 27) ein schneller Zerfall des Gebildes eintritt.

Mit welcher Art von Nucleolus haben wir es bei unserem Objekte zu thun, welchen Aggregatzustand besitzt er, und welche Vorgänge sind an ihm zu beobachten?

Es ist jetzt an der Zeit einmal zu untersuchen, mit welcher Art von Nucleolus wir es eigentlich bei *Nassa* zu thun haben. Bis jetzt kann man mindestens viererlei Gebilde nennen, die bisher als Nucleolus bezeichnet wurden. Vielleicht werden sich später sogar noch mehr Arten auffinden lassen.

Als Nucleolus werden 1) die Knoten des Kerngerüstes bezeichnet, die nichts weiter repräsentiren als Chromatinanhäufungen. 2) Zumeist kleine, helle bläschenartige Gebilde von schwach sich färbender Substanz (von MONTGOMERY Paranucleolen genannt). 3) Rundliche Gebilde in Eiern, in denen sich neben einem anderen Stoff, dem Plastin, das gesammte Chromatin des Kerns koncentriren soll. 4) Different vom Chromatin sich färbende Gebilde — sonst auch echte Nucleolen oder Plasmosomen genannt.

Karyosome sind unsere Nucleolen sicher nicht, denn erstens kommen sie, zum Unterschied von jenen, zumeist in der Einzahl vor, sind bedeutend größer als dieselben und färben sich schließlich auch mit gewissen Mehrfachgemischen different vom Chromatin. — Paranucleolen sind fast ausschließlich bei Eiern festgestellt worden. Nur LÖNBERG und MONTGOMERY gelang es, sie auch in somatischen Zellen einiger Formen nachzuweisen. Ersterer in Leberzellen von *Doris*, *Polycera*, *Aeolidia* und *Astacus;* Letzterer in den Blutkörperchen von *Doto*. Sie färben sich, im Gegensatz zu unseren Kernkörperchen, fast immer nur recht schwach. Was endlich die in gewissen Eiern aufgefundenen Gebilde betrifft, die den ganzen Chromatingehalt des Eies und außerdem noch eine andere Substanz enthalten, so sind sie sowohl in ihrer Struktur als in ihrer Zusammensetzung so grundverschieden von unseren Gebilden, dass sie absolut nicht in Betracht kommen können[1].

---

[1] Zu diesen Gebilden gehören nach E. TANGEL, A. MEUNIER, J. W. MOLL und MITZKEWITSCH auch der Nucleolus von *Spirogyra*. Neuerdings sucht freilich C. VAN WISSELINGHE nachzuweisen, dass die Nucleolensubstanz nichts mit Chromatin zu thun hat, und dass die Chromosome aus dem Kerngerüst entstehen. Aus dem Nucleolus sollen nur wieder Nucleolen hervorgehen — nachdem freilich vorher sehr merkwürdige Veränderungen seiner Substanz vor sich gegangen sind, die, wie mir scheint, auf eine Betheiligung der Nucleolenstoffe an der Chromatinbildung hinweisen. Sodann haben CARNOY und LEBRUN am Tritonkeimbläschen ähnliche Erfahrungen wie die erstgenannten Autoren für *Spirogyra* gemacht. In neuerer Zeit haben R. HERTWIG für *Actinosphaerium* und M. HARTMANN für das Keimbläschen von *Asterias glacialis* ebenfalls festzustellen vermocht, dass hier die ganze Chromatinsubstanz im »Nucleolus«, und zwar neben einer anderen Masse, dem Plastin, enthalten ist. Bei der Bildung der Chromosome wird das Chromatin des Nucleolus aufgebraucht; das zurückbleibende Plastin rundet sich später zu einem kugelartigen Gebilde ab, das bei *Asterias glacialis* in der Zeit, wo der erste Richtungskörper entsteht, sich langsam zurückbildet.

Eingehende Untersuchungen dürften es vielleicht späterhin feststellen, dass die Paranucleolen in Eiern identisch mit den von HARTMANN beschriebenen, aus Plastin bestehenden Restkörpern sind, was durch die auf ihren Studien begründete Ansicht A. SCHNEIDER's, BRAUER's und FLODERUS', dass der Paranucleo-

So bleibt also nur noch die Annahme übrig, dass wir es in unserem Falle mit einem echten Nucleolus zu thun haben.

Als durchaus wichtig für sein ganzes späteres Verhalten muss der Aggregatzustand des Nucleolus angesehen werden. Gerade jetzt, wo über die physikalischen Eigenschaften der lebenden Substanz lebhafte Meinungsverschiedenheiten bestehen, ist die Beantwortung dieser Frage auch in anderer Hinsicht gewiss nicht ohne Interesse. Leider habe ich die Genese unseres Gebildes nach der Richtungskörperbildung, aus Mangel an geeignetem Material, nicht verfolgen können. In ganz jungen Furchungsstadien scheint seine Substanz nahezu homogen zu sein, abgesehen von winzig kleinen Vacuolen, die sie durchsetzten. Die Kugelgestalt, die er in dieser Epoche hat (auch noch auf Fig. 3), scheint auf seine Flüssigkeitsnatur hinzuweisen. Er erscheint als ein in der Karyolymphe suspendirter Flüssigkeitstropfen. Das Anfangs noch gröbere Chromatingerüst braucht nicht mit ihm in Beziehung zu treten. Auf frühen Stadien habe ich nicht selten um ihn einen hellen Hof gesehen, der ihn auf Schnittbildern als unabhängig von jeder geformten Materie erkennen ließ. Übrigens ist mir dies Phänomen schon früher an anderen Objekten aufgefallen: Auf Fig. 23, 24, 25, Taf. XX meiner Arbeit über Zellplatten und Zellplattenrudimente bilde ich bereits derartige, in einen hellen Raum eingebettete Nucleolen ab. Wie man hier sieht, kann die Stoffbildung schon eintreten, wenn die Nucleolen kaum regenerirt worden sind, d. h. gegen Ende des Spiremstadiums. Dass wir es hierin nicht mit einem Kunstprodukt zu thun haben, wird jetzt allgemein angenommen (ZIMMERMANN, STRASSBURGER, MONTGOMERY). Auf späteren Stadien treten, wie wir bereits gesehen haben, am Nucleolus Fortsatzbildungen auf. Ihre Erscheinung gerade an den Stellen, wo der Dotter liegt, sowie andere bereits erwähnte Veränderungen am Kerne ließen den Gedanken nahe treten, dass in jener Gegend eine Aufnahme von Substanz in den Kern stattfindet, bei der auch der Nucleolus betheiligt ist. Die Fortsatzbildung ist, in diesem Sinne betrachtet, wie uns die schönen Untersuchungen von QUINCKE, BERTHOLD, RHUMBLER und BERNSTEIN lehren, nur die Erscheinung des Ausfließens einer flüssigen Substanz, deren Oberflächenspannung an den betreffenden Stellen erniedrigt wurde, was eben auf die Beziehungen zwischen Nucleolus und Dottersubstanz zurückzuführen ist.

---

lus sich vom »Nucleolus« im Ei herleite, eine wesentliche Stütze erfährt. Nach FLEMMING steht der Paranucleolus anfänglich in Verbindung mit dem Nucleolus. (Letztere Litteraturangabe citirt nach MONTGOMERY.)

Eben so sicher, wie wir es Anfangs im Nucleolus mit einer flüssigen Masse zu thun haben, verändert sich deren Konsistenz mit der Dauer ihres Bestehens. Innerhalb des Nucleolus findet ein Entmischungsvorgang statt, der einer Sonderung der festen Bestandtheile von den flüssigen zustrebt. Am Ende dieses Vorganges, der mit der allmählichen Rückbildung des Kerns Hand in Hand geht, erscheint der Nucleolus als eine von zahlreichen Höhlungen durchsetzte feste Masse, die später meist, in Folge ihrer Fragilität, welche ihr die Fähigkeit raubt, Druckwirkungen elastisch nachzugeben, in viele kleine Stücke zerbricht, die sich dann im Kerne vertheilen (siehe Fig. 28, Taf. XXXVIII). Ob in Fig. 29 der dunkle Fleck in dem Kernrest das letzte Überbleibsel des Nucleolus repräsentirt, ist schwer zu sagen. In diesem Falle sind dann die festen Theilstücke wohl wieder theilweise aufgelöst und zu einer Masse zusammengebacken worden. Dass die Grundsubstanz des Nucleolus fest wird, ist ganz zweifellos, denn oft findet man sie in eine große Anzahl scharfer Splitter zerfallen, deren ganzes Aussehen einen weichen oder flüssigen Zustand ausschließt.

Es ist nur ein logischer Schluss aus dem Mitgetheilten, wenn wir von vorn herein zwischen Nucleolus und Kern irgend welche Beziehungen vermuthen. Die Ausscheidung einer flüssigen Substanz im Nucleolus veranlasst die Frage nach dem Verbleib derselben. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird sie in das Karyoplasma befördert. Leider ist mir ein direkter Nachweis hierfür nicht gelungen. Nehmen wir an, dass wir es mit einem exosmotischen Vorgang zu thun haben, so wird derselbe nicht direkt morphologisch zu erkennen sein. Dies kann jedoch geschehen, wenn wir es mit einem Austritt von Sekret durch Dehiscenz von Vacuolen zu thun haben. Der letzte Fall ist für unser Objekt ausgeschlossen, da ich nie eine morphologische Veränderung konstatiren konnte, die auf einen solchen Process hindeutete. Dafür sind in der Litteratur zahlreiche Fälle verzeichnet, wo die Thatsache des Flüssigkeitsaustrittes aus dem Nucleolus zum Theil sogar am Leben beobachtet oder direkt erschlossen wurde. Freilich wurden die Beobachtungen zumeist an Einucleolen gemacht. Da jedoch in der letzten großen monographischen Bearbeitung des Nucleolus Montgomery glaubt den Nucleolus der somatischen Zellen mit demjenigen des Eies homologisiren zu dürfen, so führe ich auch die Beobachtungen an diesem objekte an. Das eklatanteste Beispiel hierfür würde wohl die von

V. Häcker erwähnte Beobachtung am Echinidenkeimbläschen sein, wenn nicht von List vor einigen Jahren die geschilderten Dinge für unrichtig erklärt worden wären[1]. Trotzdem mag sie hier ihren Platz finden. Häcker konnte nämlich feststellen, dass der Eikern dieser Form einen Hauptnucleolus enthält, in welchem periodisch eine große Hauptvacuole sich durch Zusammenfluss kleiner Vacuolen bildet, um dann wieder langsam abzunehmen. Bei ein und derselben Eizelle sind die Perioden die gleichen. Bei verschiedenen Eizellen zeigen sich jedoch durch Alter, Temperatur, oder auch das Medium bedingte Unterschiede. Der Rhythmus spielt sich danach in Zwischenräumen von 4—8 Stunden ab. Eine mit zur Zeit der Systole auftretende Einschrumpfung der Keimbläschenwandung glaubt Häcker in ursächlichen Zusammenhang mit der Ausstoßung des Sekrets bringen zu müssen. — Hierher gehören auch die schönen Beobachtungen Balbiani's am Keimfleck des Eies von *Phalangium opilio*. Derselbe soll zahlreiche Nucleolen bergen, die sich an den Randpartien — wie er im Leben beobachten konnte — über den Nucleus hervorwölben und platzen, wobei eine becherförmige Vertiefung zurückbleibt, die später wieder ausgeglichen wird. Dasselbe Spiel wiederholt sich so lange, bis alle Randvacuolen verschwunden sind. Hierauf treten centrale Vacuolen an ihre Stelle, wachsen heran, verschmelzen zum Theil mit einander und gehen auf dieselbe Weise zu Grunde. Sehr interessant sind auch die von dem gleichen Forscher beschriebenen Verhältnisse bei *Geophilus longicornis* Leach, wo das Keimbläschen an einer Seite in eine konische Röhre ausläuft. Der große Keimfleck, der immer in der Nähe der Mündung dieses Canals liegt, schickt einen Fortsatz in denselben hinein, der ebenfalls durchbohrt ist. Er führt eine klare Flüssigkeit und verbindet die Vacuolen des Keimfleckes mit dem extranucleären Plasma. Etwas Ähnliches beschreibt Lukjanow, nach dessen Beobachtung in den Zellkernen der Magenschleimhaut von *Salamandra maculosa* Kernkörperchen von Flaschenform vorkommen, deren Substanz durch einen Kanal im Kern mit dem Cytoplasma kommunicirt. Eine sich besonders tingirende Masse, die an der Mündungsstelle dieses Kanals vor dem Kern lag, wies darauf hin, dass das Kernkörperchen seinen Inhalt nach außen entleerte. Bei *Petromyzon* soll nach Böhm im Keimfleck eine Vacuole existiren, die einen Kanal mit der Außenwelt verbindet. In den Ovocyten von *Pholcus phalangioides* soll sich ein Nucleolus befinden, in welchen Nucleolen zur Oberfläche rücken, um dort zu zerplatzen.

---

[1] List glaubte bei einer späteren Nachprüfung konstatiren zu können, dass die große Vacuole den eigentlichen Hauptnucleolus des Keimbläschens darstelle, dagegen das, was Häcker als Hauptnucleolus bezeichnete, identisch mit dem Nebennucleolus sei.

Damit möge diese Aufzählung beendigt sein. Wir sehen, dass Beobachtungen über einen Absonderungsprocess — zumal im Leben — fast ausschließlich an Einucleolen gemacht wurden. Da es nun dahin steht, ob dieselben mit somatischen Nucleolen verglichen werden dürfen, so bleibt eine etwaige Homologisirung der Erscheinungen an beiden Gebilden recht problematisch. Der Grund, wesshalb wir von somatischen Nucleolen so wenig Beobachtungen haben, ist wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, dass diese Gebilde meist zu klein sind, als dass ihre Besonderheiten im Vorübergehen erfasst werden könnten. Der Erforschung im Leben sind sie aber schon aus diesem Grunde kaum zugängig.

Vielmals festgestellt und desshalb kaum zu bezweifeln ist indessen für Nucleolen (ich meine von jetzt an immer die somatischen) die Thatsache der Vacuolisirung, und zwar als ein Process, der progressiv fortschreitend, aus der Anfangs homogenen Nucleolarsubstanz ein spongiöses Gehäuse macht. (Um meine Arbeit nicht durch viele Citate zu beschweren, verweise ich nur auf die vortreffliche Litteraturübersicht bei Montgomery.) Aus meinen Beobachtungen und denjenigen anderer Autoren geht demnach hervor, dass die Vacuolisirung des Nucleolus als ein normaler Process angesehen werden muss, der nur in so fern als pathologisch erscheint, als er — entsprechend etwa den Involutionserscheinungen im gesammten Körper des alternden Thieres — schließlich die Vernichtung des Gebildes herbeiführt.

Das Zugrundegehen des Kernkörpers als Einheit ist übrigens nicht das gewöhnliche Verhalten. In den Zellen, die sich ihre Theilungsfähigkeit bewahrt haben, verschwindet der Nucleolus, noch ehe er vollständig vacuolisirt ist vor jeder Karyokinese, um später als neues Gebilde wieder aufzutreten.

Ist es uns auch nicht gelungen, in unserem Fall den Austritt des Vacuoleninhaltes aus morphologischen Änderungen am Nucleolus zu erschließen, so giebt es doch eine Anzahl Thatsachen, die auf ein solches Verhalten hinweisen. So sieht man öfters Bilder, wie Fig. 24, Taf. XXXVIII, wo Sekretbahnen vom Kernkörper aus in das Karyoplasma führen. Noch viel charakteristischer ist übrigens Fig. 22. (Der Schnitt ist ganz schief geführt.) Der Nucleolus ist übrigens hier so deutlich vacuolisirt, dass diese Erscheinung selbst noch in dem überfärbten Heidenhain'schen Präparate gut zum Ausdruck kommt. Ich wüsste hier keine andere Erklärung für die dunkeln Streifen, die sich vom Kernkörper aus in das Kernplasma erstrecken, als die oben gegebene. Sehr für einen sekretorischen Process des Nucleolus scheinen mir auch die mehrmals citirten Fig. 10, 13, 14, 15, 18 sowie Fig. 30 zu sprechen, wo der Nucleolus direkt in eine Sekretvacuole ragt, so dass er an dieser Stelle nicht vom Karyoplasma bedeckt wird. Diese Bilder sind bei dem großen Dotterzellkern so häufig, dass ich sie beliebig vermehren könnte. Sie scheinen nur ein Ausdruck des besonders intensiven Stoffwechsels zu sein. Desshalb darf es uns auch nicht in Verwunderung setzen, dass diese Erscheinungen bei den übrigen Entodermzellen auf späteren Stadien, wo sie sich rascher theilen und weniger Nährmaterial enthalten, nicht mehr in dem Maße auftreten, wie früher. Die Pseudopodien- und Hilusbildungen an dem großen Kern sind also nur die Zeichen einer besonders intensiven Zellthätigkeit; auch dort, wo diese Erscheinungen nur schwächer zum Ausdruck kommen, bestehen offenbar dieselben physiologischen Momente. Schließlich spielt auch der Zeitraum, während dessen der Kern unverändert weiter besteht, eine große Rolle. Dort, wo sich die Kerne in kurzen Intervallen theilen, kann die Ausgestaltung derselben nur eine dürftige sein.

Bevor wir versuchen, alle morphologischen Veränderungen im Kern der Dotterzellen von einem gemeinsamen physiologischen Gesichtspunkt aus zu betrachten, bleibt uns noch ein Punkt zu erledigen übrig. Während Kern und Kernkörperchen mannigfaltigen Umwandlungsprocessen unterworfen sind, bleibt ein anderer hochwichtiger Zellbestandtheil ebenfalls nicht unverändert: Ich meine das Chromatin. — So lange der Kern sich noch in kurzen Intervallen theilt, ist während der Inaktivitätsperiode das Chromatin in gröberen und feineren Strängen und Brocken im Karyoplasma vertheilt. Je näher der Zeitpunkt der letzten Kerntheilung liegt, desto umfangreicher sind auch die Chromatintheile (Fig. 2, 3, 4). Bei dem größeren Dotterzellkern wird nun das Chromatin im Laufe der Entwicklung zu ganz feinen Partikelchen im Karyoplasma vertheilt, so dass es später kaum noch nachzuweisen ist. Anfangs lässt sich auch hier der Gerüstcharakter noch deutlich erkennen. Später jedoch geht derselbe — namentlich durch die kleinen Sekrettröpfchen, mit denen der Kern sich imprägnirt — ganz verloren. Ein Zugrundegehen des Chromatins halte ich für ausgeschlossen, denn es lässt sich bei scharfer Beobachtung auch auf späteren Stadien hier und da noch nachweisen, siehe z. B. Fig. 30. Das eben Gesagte gilt sowohl für den größeren Dotterzellkern, als für die weit kleineren, theilungsfähigen Entodermkerne. Vgl. z. B. die Entodermkerne von Fig. 30 (unten) mit denen in Fig. 31. Der Unterschied ist zweifellos. Eben so trifft man auch kleinere Entodermkerne, die keinerlei Chromatinelemente mehr im Inneren zu enthalten scheinen. Der Grund hierfür liegt nur in der ungenügenden Färbetechnik. Die Differenzirung des Chromatins, z. B. bei der HEIDENHAIN'schen Methode beruht doch nur darauf, dass dieser Stoff das Hämatoxylin im Allgemeinen intensiver festhält, als die übrigen Bestandtheile der Zelle (oft nur mit Ausnahme der Centrosome). Es ist einleuchtend, dass diese Eigenschaft mit dem Kleinerwerden der Elemente abnimmt. Von einer gewissen Größe an wird es sich sogar schneller extrahiren lassen wie andere Bestandtheile der Zelle, z. B. unser Nucleolus. Was Anilinfärbungen anbetrifft, vor Allem das EHRLICH'sche Triacidgemisch, so bin ich dadurch auch zu keinen befriedigenden Resultaten gekommen. Genau dasselbe Verfahren gab oft so verschiedene Resultate, dass ich lieber davon Abstand nahm, aus verschiedenartigen Tinktionen wichtige Schlüsse zu ziehen[1].

Kritisches.

Über die Rolle, welche der Kern bei der Dotterresorption spielt.

Dass der Kern bei den meisten Stoffwechselvorgängen in hervorragender Weise betheiligt ist, wird wohl heute von den meisten Forschern angenommen. Die bereits besprochenen, verdienstvollen Arbeiten KORSCHELT's haben uns auf morphologischem Gebiet in dieser Frage ein gutes Stück weiter geführt. Aber auch experimentell ist dieselbe zu wiederholten Malen und erfolgreich in Angriff genommen worden. So konnte K. BRAND schon im Jahre 1877 feststellen, dass bei *Actinosphaerium Eichhornii* nur solche Thierfragmente sich zu regeneriren vermochten, die zum mindesten einen Kern besaßen. Ganz ähnliche Erfahrungen machten später NUSSBAUM, GRUBER und BALBIANI für Infusorien; GRUBER auch für *Amoeba proteus*. Auch hier stellte sich heraus, dass nur kernhaltige Theilstücke das Vermögen besaßen, sich zu regeneriren und auf die Dauer weiter zu leben. Dass es in der That nur das Fehlen des Kerns war, was das Weiter-Existiren und Weiter-Entwickeln kernloser Zellstücke aufhob, konnte später BOVERI an kernlosen Eitheilen von Seeigellarven beweisen, die sich furchten und zu normalen Larven entwickelten, wenn er sie befruchten ließ. In gewisser Weise eine Bestätigung dieser Versuche bringt auch die von VERWORN entdeckte Thatsache, dass Thalassicollen, denen man die Centralkapsel exstirpirt hat, dadurch vor dem Untergang bewahrt werden können, dass man eine fremde Centralkapsel in sie einführt. Hier bleibt jedoch der Umstand zu bedenken, dass eine Centralkapsel außer dem Kern noch das intracelluläre Plasma enthält und dass sie für sich allein schon im Stande ist, das extrakapsulare Plasma zu regeneriren. Ein anderes Experiment VERWORN's an *Orbitolites complanatus* zeigt jedoch zweifellos den belebenden Einfluss des Kerns auf das Plasma: Kernlose Protoplasmamassen, die bereits im Zustande der Degeneration waren, wurden von den Pseudopodien lebenskräftiger, unverletzter Thiere aufgenommen und ihrem Körper einverleibt; dabei konnte man beobachten, wie die kernlose, bewegungslos gewordene Substanz, durch Berührung mit einer größeren Masse des kernhaltigen Protoplasmas, allmählich ihre verloren gegangenen Fähigkeiten wiedererlangte.

---

[1] Fig. 20 und 21 stellen zwei meiner vielen Triacidpräparate dar. Es sind Objekte, die genau auf dieselbe Weise behandelt wurden. Die Objektträger gingen mit den Rücken an einander durch alle Flüssigkeiten, und doch sind ihre Färbungen recht verschieden. — Die meisten Präparate sehen übrigens, mit einander verglichen, noch bedeutend differenter aus.

Zeigte sich nun auch für kernlose Fragmente von Protozoen, dass die Lokomotion und jede Art von Bewegung unabhängig vom Kern war, so schienen doch andere Funktionen von letzterem stark beeinflusst, wenn nicht ganz und gar abhängig zu sein. So berichtet BALBIANI, dass kernlose Fragmente von Infusorien, trotz einer oft noch recht beträchtlichen Lebensdauer, nicht im Stande sind, an den Wundstellen eine Cuticula auszuscheiden. Freilich machte andererseits GRUBER für *Stentor coeruleus* die Erfahrung, dass kernlose Stücke dieses Thieres, bei denen vor dem Zerschneiden schon Theilungserscheinungen zu sehen waren, die Anlage der seitlichen Peristomstreifen weiter ausbildeten. Interessante Aufschlüsse über den Einfluss des Kerns auf die Sekretion der Kalkschale bei *Foraminiferen* giebt auch VERWORN im ersten Theil seiner »Biologischen Protistenstudien«. Er fand, dass nur kernhaltige Fragmente von *Polystomella crispa* an der Wundstelle eine Kalkschale ausschieden. Kernlose Stücke hielten sich indessen noch tagelang am Leben, streckten Pseudopodien aus, wie normale Thiere, ja, sie waren selbst im Stande, Infusorien zu fangen und zu tödten. Ob dieselben auch »verdaut« wurden, konnte VERWORN nicht entscheiden. Letztere Thatsache konnte er später auch für *Thalassicolla* nachweisen; hier vermochte er jedoch an den im Protoplasma längere Zeit verweilenden Nahrungsorganismen Verdauungserscheinungen festzustellen. Dies konstatirte auch HOFER für kernlose Stücke von *Amoeba proteus.* Hingegen konnten dieselben nicht mehr den zur Anheftung an ihrer Unterlage und zur Nahrungsaufnahme nöthigen klebrigen Stoff produciren. Einen gewissen Gegensatz zu diesem Verhalten zeigt nach VERWORN *Difflugia lobostoma*, indem kernlose Fragmente dieses Thieres erst nach sechs Stunden ihr Anheftungsvermögen verloren. Auch bei kernlosen Kapseln von *Thalassicolla nucleata* tritt noch Pseudopodienbildung und Sekretion der Gallertsubstanz ein, Letzteres jedoch in beschränktem Maße (VERWORN). Bei *Orbitolites complanatus* ballen sich abgeschnittene Pseudopodien Anfangs zusammen und flottiren im Wasser; später schickt die Masse Fortsätze aus, die auch wieder einen klebrigen Stoff absondern, der ihr ermöglicht, sich an der Unterlage zu befestigen. Nach $^1/_2$—3 Stunden jedoch beginnen sich Degenerationserscheinungen einzustellen.

Ähnliche Verhältnisse sind zum Theil für Algen und Moose bekannt geworden; so sollen nach SCHMITZ kernlose Cytoplasmastücke von *Valonia* und *Siphonocladus* nicht im Stande sein, eine Membran abzuscheiden, während dies für kernhaltige Fragmente der Fall ist. Eine Bestätigung dieser Thatsachen fand später KLEBS für *Zygnema-* und *Spirogyra*-Fäden an durch Plasmolyse gewonnenen Präparaten. Kernlose Stücke konnten hier jedoch bis 6 Wochen am Leben erhalten werden. Die Stärke wurde im Dunkeln noch aufgebraucht und — was noch wichtiger ist — wenn nur ein kleines Stück des Chlorophyllbandes vorhanden war, im Lichte wieder producirt. Anders verhielten sich in diesem Punkte gewisse Moose: In kernlosen Stücken der Blattzellen von *Funaria hygrometrica* wurde auch im Lichte die Stärke verbraucht, ohne dass je deren neue erzeugt wurde.

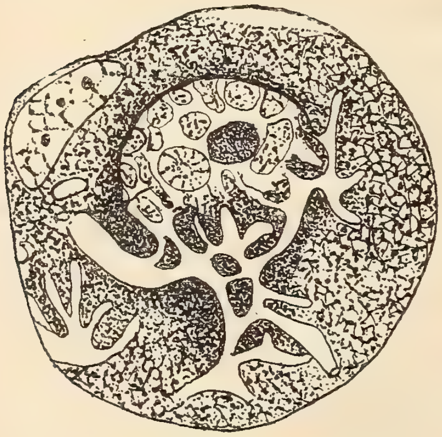
Aus den erwähnten und anderen Untersuchungen am thierischen Objekte lässt sich ersehen, dass das Verdauungsvermögen der Zelle wesentlich, wenn nicht durchaus vom Kerne abhängig ist. Schon VERWORN weist darauf hin, dass die Thatsache, wonach in kernlosen Protozoentheilstücken Nahrungssubstanzen angedaut werden können, kein Beweis für das Gegentheil der obigen Ansicht sei. Eben so nicht die Beobachtung PALLA's, dass an kernlosen Protoplasmastücken schnell wachsender Elemente gewisser Algen und phanerogamer Pflanzen unter Umständen noch eine cellulosehaltige Membran abgeschieden werden kann; oder dass die Anlagen der Peristomstreifen von *Stentor* auch in kernlosen Stücken noch zur Ausbildung kommen (GRUBER). Hier wie dort können Anfangs noch die Bedingungen vorhanden sein, die gewisse Funktionen der Zelle, auch nach Entfernung des Kerns, noch ermöglichen. Eines geht klar aus diesen Versuchen hervor — dass das Cytoplasma ohne Kern sich nicht ernähren kann und desshalb über kurz oder lang verhungern muss. Die thierische Zelle scheint sich in diesem Punkte etwas anders zu verhalten wie in manchen Fällen die pflanzliche. Wenn hier die Produktion eines hochwichtigen Nährstoffs, der Stärke, allein an die Chlorophyllkörper gebunden sein kann, so haben wir dieser Thatsache bei der Thierzelle nichts Analoges entgegenzusetzen. Es hat desshalb den Anschein, als ob die Produktion und Verarbeitung der Nährsubstanzen bei den Pflanzenzellen noch nicht derartig lokalisirt wäre wie bei den Thierzellen. So lässt sich auch die Thatsache besser verstehen, dass kernlose Protoplasten unter Umständen noch wochenlang ihr Dasein fristen können. Andere Funktionen jedoch, wie die Sekretion und die Celluloseausscheidung, scheinen hier wie dort an den Kern gebunden zu sein. —

Nicht ganz ohne Berechtigung erklärt MATHEWS die von VERWORN mitgetheilten Thatsachen, dass ein isolirter Talassicolla-Kern nicht im Stande sei, das Cytoplasma zu regeneriren, nicht für durchaus beweisend. Er glaubt vielmehr, dass unter günstigen physikalischen Bedingungen eine Neubildung desselben eintreten könne. Dieser Ansicht liegt seine Anschauung zu Grunde, dass in gewissen Drüsenzellen das gesammte Cytoplasma bei der Sekretbereitung rings um den Kern degenerire und später wieder vom Kern aus regenerirt werde. Hier werde, so meint er, dasselbe Experiment, das VERWORN gemacht hatte, von der Natur angestellt, nur dass es ein anderes Resultat habe.

VERWORN hält das Verhältnis zwischen Kern und Cytoplasma für ein so inniges, dass eine dauernde Existenz des einen Theils ohne den anderen nicht denkbar ist. Und doch würden alle Experimente nicht gegen die Annahme sprechen, dass der Kern der alleinige Lieferant assimilirbarer Stoffe ist, die er aus Rohprodukten gewinnt, welche ihm das Cytoplasma zuführt. Das beobachtete »Verdauen« der Nahrungskörper im Cytoplasma brauchte nur ein Zerfallen in feinere, aufnehmbare Theile zu sein. Der Gedanke liegt nahe, dass der Kern sogar feste Substanzen in sich aufzunehmen vermag. KORSCHELT hat Beobachtungen gemacht, die auf diese Weise erklärt werden können. Ich selbst habe von *Nassa* Präparate gegeben (Fig. 13 u. 20 Taf. XXXVIII), die eine derartige Deutung zulassen. Sollte meine Annahme richtig sein, so wäre der Fall denkbar, dass man einen nackten Kern längere Zeit in einer geeigneten Nährlösung am Leben erhalten könnte. In der That ist ACQUA der Nachweis gelungen, dass die generativen Kerne der Pollenschläuche, ganz von Cytoplasma isolirt, noch mehrere Tage in Rohrzuckerlösung am Leben gehalten werden konnten. Dass sie während dieser Zeit nicht abgestorben waren, konnte man daraus ersehen, dass sie sich nicht mit Methylenblau färben ließen, sowie, dass sie sich bei Änderung der Koncentration der umgebenden Lösung ausdehnten oder kontrahirten. Immer im Rahmen unserer Hypothese geblieben, würde dies darauf hinweisen, dass der Kern im Stand ist, sich selbst zu ernähren, sofern ihm die geeigneten Rohmaterialien zugeführt werden. Ist dies aber der Fall, so erscheint der Kern in gewisser Weise als Centrum der vegetativen Thätigkeit der Zelle und relativ unabhängig vom Cytoplasma.

Neben den experimentellen Nachweisen für die hervorragende Betheiligung des Kerns am Stoffwechsel der Zelle giebt es deren noch eine große Menge auf morphologischem Gebiet. Ich führe in den nachfolgenden Zeilen eine Auswahl dessen an, was zu den Erscheinungen an unserem Objekt direkte Beziehungen hat.

In neuerer Zeit sind wir, hauptsächlich durch die Untersuchungen C. GOLGI's und E. HOLMGREN's mit ganz merkwürdigen Kernverhältnissen bei Ganglienzellen bekannt geworden. Es zeigte sich nämlich, dass hier an den Kern lange, oft viel verzweigte Saftkanälchen führen, die in inniger Beziehung zu demselben zu stehen scheinen. Das Kanalnetz setzt sich nach außen fort und »geht wahrscheinlich in die Lymphräume über, welche in dem interstitiellen Bindegewebe des Nervenknotens vorhanden sind[1]« (SMIRNOW). Nebenstehend gebe ich die Reproduktion einer SMIRNOW-



Textfig. 10.
Spinalganglienzelle eines vier Monate alten menschlichen Embryos. (Nach SMIRNOW.)

---

[1] Zellen — zumal Drüsenzellen — mit intracellulären Kanälen sind übrigens auch sonst schon mehrfach beschrieben worden, ohne dass indessen zwischen letzteren und dem Kern so intime Beziehungen beobachtet wurden wie hier. Ich erinnere nur an die durch VOM RATH näher bekannt gewordenen Drüsen-

schen Figur (Textfig. 10). Was uns hier interessirt, ist auch die Thatsache, dass der Kern an der vom Kanalsystem abgewandten Seite eine Membran besitzt, während dieselbe an der Gegenseite geschwunden ist. Ob die Kanäle Wandungen haben, konnte bis jetzt nicht festgestellt werden.

Sehr typisch tritt die hervorragende Betheiligung des Kerns an den Stoffwechselvorgängen der Zelle auch dort hervor, wo bestimmte Stoffe in großer Menge geliefert werden sollen, nämlich in Sekretzellen. Nirgends zeigt sich aber auch besser, wie vielgestaltig diese Antheilnahme sein kann. Freilich basiren unsere Schlüsse hierbei fast ausschließlich auf den morphologischen Veränderungen am und im Zellleib. Dass sich morphologisches und physiologisches Geschehen in diesen Fällen quantitativ oft nicht vollständig decken, ist sehr leicht möglich; indessen scheint es doch wohl sicher zu stehen, dass jede morphologische Erscheinung als Projektion eines physiologischen Vorgangs aufgefasst werden darf.

Wir haben gesehen, dass der Kern der Dotterzellen eine flüssige Substanz producirt, die er in das Cytoplasma ausscheidet; vielleicht finden wir bei den Drüsenzellen homologe Verhältnisse, die uns diese Erscheinung besser verstehen lassen.

Garnier theilt die Drüsenvorgänge in zwei Gruppen ein. Bei der einen nimmt der Kern am Drüsenakt direkt Theil, bei der zweiten nur indirekt. Bei dem ersteren Process verwandelt sich entweder die ganze Nuclearmasse in Sekretprodukte, oder das Karyoplasma giebt dem Zellkörper nur einen Theil seiner Elemente ab, die dann direkt in Sekret transformirt werden und zwar können die gelieferten Stoffe den Kern als geformte Materie oder in gelöstem Zustand verlassen. Bei der zweiten Klasse von Vorgängen, welche die häufigeren zu sein scheinen, nimmt der Kern mit Betheiligung von Mittelgliedern an der Sekretion Theil. — Ich glaube, dass diese Eintheilung ungefähr unserem heutigen Wissen von den Drüsenvorgängen entspricht. Eine Betheiligung des Kerns am Drüsenvorgang ist auf jeden Fall ausnahmslos zu konstatiren. Am klarsten zeigen sich die in der ersten Klasse zusammengefassten Erscheinungen, weil hier die morphologischen Veränderungen am drastischsten zum Ausdruck kommen.

---

zellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* Leach. Hier führen aus jeder Drüsenrosettenzelle feine Kanäle in eine median gelegene Zelle. Da ihre Endtheile in die am Kern gelagerten Sekretmassen einmünden, so kann über ihre Bedeutung als Leitungsbahnen des Sekrets kaum ein Zweifel obwalten. Weitere Litteraturangaben finden sich in der vom Rath'schen Arbeit.

Relativ nicht häufig sind die Fälle, wo der ganze Kern sich direkt in Sekret verwandelt, wie in den Becherzellen des Dünndarmepithels von *Salamandra maculosa* (Steinhaus). Meist theilen sich Kern und Cytoplasma in den Sekretionsakt. Ein schönes Beispiel hierfür bieten die Untersuchungen HENRY's an der Epididymis verschiedener höherer Thiere. Hier zerfällt der sekretorische Akt in drei Abschnitte: A. die Kernsekretion, B. die Kernexkretion und C. die Zellexkretion. Während der Phase der »Presekretion« werden die Kerne der Epithelzellen größer; viele unter ihnen vermehren sich durch Amitose. Hierbei verändert sich der Chemismus des Kerns. Hat die Sekretion ihren Gipfelpunkt erreicht, so vermindert der Kern sein Volumen und zeigt Symptome der Degeneration. Die Plasmosomen, die Anfangs hypertrophirten und sich vermehrten, gelangen bei der Degeneration des Kerns ins Cytoplasma und bilden dort die Sekretkugeln. Ein oder zwei Kerne können aber nach Ansicht HENRY's wohl kaum die ganze Menge Sekret produciren, welches die Zelle enthält, desshalb glaubt er, dass die Thätigkeit der Kerne sich mit einer solchen des Zellleibs kombinire. Hoch interessant für uns ist hier die Thatsache, dass aus den Nucleolen Sekrettropfen werden. Ähnlich verhalten sich, nach H. BAUM, auch die Kerne in der Leber des Pferdes. Auch hier vermehren sich dieselben auf direktem Wege. Aus ihren Zerfallsprodukten sollen die Gallenstoffe, aus denjenigen der Zellleiber das Glykogen entstehen.

Aber auch dort, wo der Kern bei der Sekretion nicht aufgeht, sehen wir charakteristische Veränderungen an ihm auftreten, die seine innige Betheiligung an diesem Process außer Frage stellen[1]. So bewegt sich — wie wir schon an einer andern Stelle gesehen haben — jeder Drüsenzellkern des Pankreas (höherer Thiere) während der Sekretion, nach dem Centrum seiner Zelle, rundet sich ab und verliert etwas von seinem Färbevermögen. Während der Ruhe der Drüse zieht er sich andererseits nach der Zellbasis zurück, wird kleiner, unregelmäßiger in den Kontouren und färbt sich intensiver. Die Sekretgranula entstehen, allem Augenschein nach, aus Fäden (dem Cytomitoplasma MATHEWS'), die aus den Chromatinmassen des Kerns herauswachsen.

---

[1] Neuerdings will freilich A. NOLL für die Thränendrüsen gefunden haben, dass eine Betheiligung der Kerne während der sekretorischen Thätigkeit der Zellen bei der frischen Untersuchung nicht zum Ausdruck kommt, und dass die im konservirten Zustand auftretenden Veränderungen auf die Fixirungsmittel zurückzuführen seien (?).

Die Sekretion, d. h. der Akt der Sekretabgabe, den Mathews streng von dem Akt der Sekretbereitung, der »Hylogenesis« geschieden wissen will, kann nach seiner Ansicht auf viererlei Weise vor sich gehen: a) durch Muskelkompression der Zelle; b) vermittels eines Lymphstroms, der den Zellkörper durchfließt und wahrscheinlich osmotische und Filtrationserscheinungen hervorruft; c) durch Turgor; d) durch Zelldegeneration. In keinem Falle ist die Zelle selbst aktiv thätig. Kurz zusammengedrängt ist der Drüsenvorgang in den Pankreaszellen etwa der folgende: Durch den Reiz der Drüsennerven erweitern sich die Adern und der Lymphstrom breitet sich aus. Die Lymphe passirt hierbei durch Filtration, hauptsächlich aber durch Osmose, die auf die Zymogensubstanz zurückzuführen ist, die Zelle. Hierbei entfernt sie die dort aufgespeicherten »Hylogene« und wird so das sekretorische Agens. Gleichzeitig wird der Nucleus von der Basis zum Centrum der Zelle verfrachtet und wird, in Folge des Wasserreichthums der letzteren, größer und schwacher färbbar. Der angewachsene Lymphstrom trägt nunmehr Nahrungsstoffe zum Chromatin, welches dieselben kombinirt und auf verschiedene Weise spaltet.

Eines der resultirenden Produkte dieser Umsetzungen ist die Fadensubstanz, die mit dem Chromatin vereinigt bleibt. Das freie Fadenende ist immer das älteste: Wenn die Nerven nicht mehr gereizt werden, ziehen die Adern sich wieder zusammen. Das Chromatin bildet nicht länger Fadensubstanz, und die Zersetzung der schon vorhandenen geht vor sich. Ein Theil der hierdurch entstehenden Stoffe nimmt granuläre Form an. Alsdann kehrt der Kern zur Basis der Zelle zurück; wahrscheinlich weil er von den sich bildenden Sekretkugeln von der Lumenseite weggedrängt wird. Wenn dies Bild des Zelllebens richtig ist, meint schließlich Mathews, so ist das einzige als lebend zu betrachtende Element der Pankreaszellen das Chromatin, da dies allein die Eigenschaft besitzt, andere Substanzen wie es selbst zu bilden.

Wir haben somit nach Mathews bei den Pankreaszellen auf das Chromatin die wesentlichsten Momente der Sekretbildung zurückzuführen. Aber nicht nur bei den Pankreaselementen scheint diese Substanz eine große Rolle zu spielen, sondern auch überall da, wo ein reger Stoffwechsel innerhalb einer Zelle nachzuweisen ist. Dabei tritt allgemein die Erscheinung ein, dass mit der Intensität der Zellbethätigung auch die feinere Vertheilung des Chromatins im Kerne wächst. So enthalten, nach Hermann, die sekretleeren (thätigen)

Submaxillardrüsenzellen des Hundes und die Becherzellen des Mundepithels vom Salamander ein zartes, bei Tinktion mit Safranin-Gentianaviolett sich violett färbendes Chromatingerüst, in sekretgefüllten ruhenden Drüsen hingegen derbe, theilweise mit einander verbundene und roth sich färbende Schollen dieser Substanz. Auch in den Kernen der Ovarialeier der Insekten, wo, wie wir bereits gesehen haben, ein intensiver Stoffwechsel vor sich geht, ist — nach den Darstellungen Korschelt's und Stuhlmann's — die Chromatinvertheilung eine äußerst feine. — Es ist das Verdienst Born's und Peter's auf die hohe Bedeutung dieser Erscheinung nachdrücklich hingewiesen zu haben. In seinen Untersuchungen über die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus* kommt der erstere Forscher zu folgendem Resultat: »Die feine Vertheilung des Chromatins im Keimbläschen während des Wachsthums der Eizelle lässt sich also ganz gut als eine Steigerung des für das individuelle Zellleben aktiven Zustandes des Kerns auffassen.« Und zwar hat diese feine und feinste Vertheilung des Chromatins den Zweck, diesem »wirksamen Stoffe eine möglichst große Oberfläche zu wahren«. Peter, der Untersuchungen über die Bedeutung der Nährzellen im Hoden von Wirbelthieren, besonders von Teleostiern, angestellt hat, kommt zu dem Schluss, dass der Grad der Feinheit, mit der das Chromatin im Kern vertheilt ist, ein Maßstab des Grades der Zellthätigkeit sein möge. »Je feiner vertheilt,« meint er, »sich die chromatische Substanz im Kern darstellt, desto thätiger ist der Elementarorganismus, und in je gröberen Portionen sie der Kern erfüllt, desto geringer wird die Thätigkeit der Zelle sein können. Wird das Chromatin endlich völlig koncentrirt, in eine Form gebracht, die bei möglichst geringer Oberfläche möglichst viel Substanz beherbergt, so wird die nutritive und aufbauende Thätigkeit eines solchen Kerns auf Null (?) herabsinken; es wird einer solchen Zelle völlig (?) unmöglich sein, die in den Geweben cirkulirenden Nahrungsstoffe zu verarbeiten und weitere Differenzirungen einzugehen[1].«

---

[1] Peter führt als Beispiel einer derartigen Koncentration des Chromatins noch die Karyokinese an, bei der dasselbe, im Interesse einer leichteren Halbirung, in kompakter Masse auftrete, die zur Folge habe, dass es in diesem Zustand nutritiv für die Zelle gar nicht wirksam sei, was also für letztere, in dieser Beziehung, absolute Ruhe bedeute.

In gewisser Beziehung wird diese Anschauung auch durch die von Meves entdeckte Thatsache gerechtfertigt, dass in den Zellen der Harnkanälchen des Salamanders während der Kerntheilung, und zwar mit Beginn des Mutterstadiums, die Verflüssigung der Sekretprodukte, und wahrscheinlich auch die Anhäufung derselben, nachlässt und erst im Stadium des Dispirems wieder einsetzt.

Ich will zur Bekräftigung dieser Sätze keine weiteren Beispiele heranziehen; es hielt nicht schwer, deren eine Menge in der Fachlitteratur aufzufinden. Im vorigen Kapitel habe ich bereits die successive immer feiner werdende Vertheilung der Chromatinelemente in den Entodermkernen der *Nassa*-Embryonen nachzuweisen gesucht. Stellen wir uns somit auf die Seite von BORN und PETER, so können wir mit ihnen schon aus der außerordentlich feinen Vertheilung des Chromatins in den Kernen auf eine äußerst intensive, nutritive Thätigkeit des letzteren schließen — ein Ergebnis, das nur unsere früheren Beobachtungen bestätigt.

Wir haben schon gesehen, dass es neben der feinen Chromatinvertheilung vor Allem der außerordentlich mächtige meist in der Einzahl vorhandene Nucleolus ist, der den Entodermkernen ihr charakteristisches Aussehen verleiht. Dass ihm eine — in unserem Fall vielleicht sogar sehr wichtige — Bedeutung für das Zellleben zugeschrieben werden muss, haben wir bereits erfahren. Welcher Ansicht sind nun heute die Forscher über seine Herkunft und seine Bedeutung! Wir haben oben schon gesehen, dass mit dem Namen Nucleolus nicht weniger als viererlei Gebilde bezeichnet wurden. Wir wollen uns jedoch hier auf die echten Nucleolen — die Plasmosomen — beschränken, die zweifellos in somatischen Zellen die ungleich häufigeren sind. Es ist geradezu erstaunlich, wie außerordentlich kontrovers, trotz zahlreicher Specialuntersuchungen und Einzelbeobachtungen, auch heute noch die Nucleolenfrage ist. Weder über die Herkunft noch die Funktion der Nucleolen bestehen übereinstimmende Anschauungen. Ja selbst über das Schicksal dieses Gebildes ist man sich in den meisten Fällen nicht klar. Bei der ersteren Frage, woher die Nucleolen stammen, ob sie ein Kernprodukt darstellen, oder ob sie durch Anhäufung extranucleärer Substanzen entstehen, brauche ich mich nicht lange aufzuhalten, da ich derartige Untersuchungen nicht vorzunehmen in der Lage war. MONTGOMERY hat in seiner verdienstvollen Monographie über diesen Gegenstand die letztere Ansicht vertreten und durch gewichtige Gründe zu stützen gesucht. Statt jeder anderen Angabe verweise ich auf seine ausführliche Darstellung.

Was nun die zweite Frage anbelangt, ob wir es im Nucleolus mit einem Gebilde zu thun haben, das für die Zelle eine gewisse Bedeutung besitzt, so müssen wir hierzu Stellung nehmen. Für die

Ansicht, dass den Nucleolen noch irgend welche Aufgaben im Zellhaushalt zukommen, dass sie nicht so ohne Weiteres als Schlacken des Stoffwechsels betrachtet werden dürfen, dafür scheint schon ihr fast konstantes Vorkommen in allen Zellarten zu sprechen, sowie ihre oft ganz erhebliche Größe. Nur in ganz vereinzelten Fällen konnte sie in Zellen nicht nachgewiesen werden. So sollen, nach MONTGOMERY, außer so specialisirten Gebilden, wie es die Säugethierblutzellen sind, auch gewisse Bindegewebszellen von Nemertinen und andere Zellen von geringer Vitalität die Nucleolen entbehren. Stets haben wir es aber dann mit Elementen zu thun, die nur einen trägen Stoffwechsel zeigen. In den meisten Zellelementen verschwinden die Nucleolen kurz vor Eintritt der Theilung. Aus diesem Umstand dürfen wir jedoch nicht auf eine Entbehrlichkeit dieser Gebilde schließen, denn wir haben bereits oben erwähnt, dass während der Kern- und Zelltheilung der Stoffwechsel aller Wahrscheinlichkeit nach suspendirt ist. Andererseits steht es dahin, in wie fern die Nucleolarsubstanz auch im gelösten Zustande aktiv thätig sein kann. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass vornehmlich dort, wo ein intensiver Stoffwechsel vorhanden ist, Nucleolen von bedeutenden Dimensionen vorkommen. Allgemein verbreitet sind umfangreiche Nucleolen in allen embryonalen Geweben — also dort, wo in Folge eines forcirten Wachsthums eine umfangreiche Assimilation von Nahrungsstoffen jederzeit stattfindet. Bei *Nassa* konnte ich im Laufe der Entwicklung neben einer stetigen Abnahme der Kerngröße in den Entodermzellen eine noch bedeutendere Verminderung der Nucleolarsubstanz wahrnehmen. Diese Erscheinung war nur der Ausdruck des verminderten Wachsthums und des reducirten Stoffwechsels. — Große Nucleolen finden sich auch nach PETER in den Nährzellkernen der Hoden von Fischen, Amphibien und Säugern. Stets vorhanden und sehr umfangreich sind sie in allen Drüsenzellen und ihre Größenzunahme scheint proportional ihrer Zellthätigkeit zu sein. Wir haben bereits erwähnt, dass sie in gewissen Drüsenzellen (Epididymis) sogar direkt in Sekrettropfen umgewandelt werden können. Aus diesen und vielen anderen Beispielen, die ich aus Raummangel anzuführen unterlasse, geht wohl klar hervor, dass die BORN'sche Ansicht, den Nucleolen sei ein Einfluss auf das individuelle Leben der Zelle zuzusprechen, zu Recht besteht.

Aber welcher Art ist nun dieser Einfluss? Einige Forscher haben die Nucleolen für ein Cellorganoid erklärt, dem eine ganz bestimmte Aufgabe zuzuschreiben sei. Gewisse Thatsachen scheinen dieser Ansicht günstig zu sein: Im Jahre 1866 beobachtete LA VALETTE

St. George am Keimfleck der Eier einer Libellenlarve amöboide Bewegungen. Später wurde diese Erscheinung an anderen Objekten noch viele Male bestätigt. So von Metschnikoff (Spinndrüsen von Ameisenlöwen), Auerbach (Knochenfischen), P. Kidd (Flimmerzellen des Froschmaules), Alex. Brand (*Periplaneta* und *Ascaris nigrovenosa)*, Th. Eimer (Wels, Karpfen), O. Hertwig (Frosch, *Pterotrachea*) etc. Mit Recht wirft jedoch Montgomery die Frage auf, ob die amöboide Beweglichkeit des Nucleolus nicht auf rein passivem Wege, d. h. durch chemisch physikalische Einflüsse zurückzuführen seien. Er giebt zu erwägen, ob wir dieselben nicht mit Rhumbler als durch chemische Umsetzungen verursachte Auflösungsvorgänge zu betrachten haben. Diese Streitfrage ist indessen sofort erledigt, wenn wir uns auf jenen modernen Standpunkt stellen, welcher zwischen anorganischer und organisirter Materie keine principiellen Gegensätze anerkennt, für den beispielsweise die gesammten Bewegungserscheinungen eines Rhizopodenkörpers auf einen Komplex einfacher Molekulargesetze zurückzuführen sind.

Sehen wir also vom Begriff des Organisirten ab, so erklären sich die amöboiden Bewegungserscheinungen des Nucleolus aus der Eigenschaft, sich wie eine Flüssigkeit zu verhalten. Die Pseudopodienbildung erscheint dann an jenen Stellen, wo eine Oberflächenspannungserniedrigung eingetreten ist[1]. In unserem Fall haben wir bereits den morphologischen Nachweis zu liefern versucht, dass dort Dottersubstanz in den Kern eindringt, die mit dem Nucleolus in Berührung tritt.

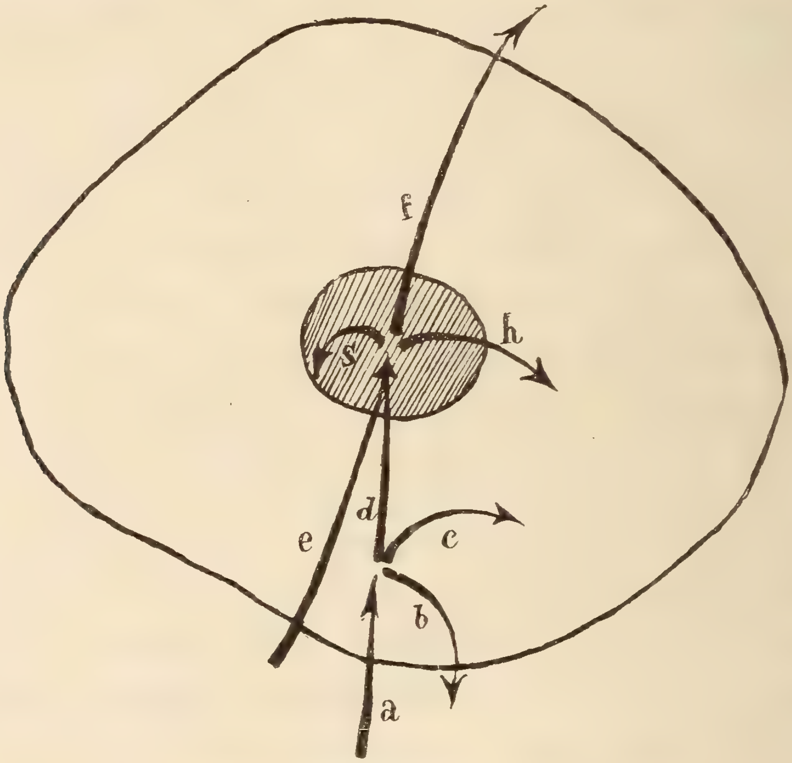
Wie schwer es ist, aus den in meiner Arbeit niedergelegten morphologischen Beobachtungen im Verein mit dem, was andere Autoren über unseren Gegenstand erforscht haben, Schlüsse auf die aller Wahrscheinlichkeit nach höchst verwickelten physiologischen Verhältnisse der Dotterzellen zu ziehen, weiß ich gründlich zu würdigen. Dennoch glaubte ich ein Recht zu haben, dort, wo die Morphologie mich im Stiche ließ, durch möglichst den Umständen und Ergebnissen angepasste Deduktionen eine Brücke über die vorhandenen Lücken schlagen zu sollen. Die einfache Registrirung der morphologischen Erscheinungen, ohne Untersuchung ihres causalen Zusammenhangs mit den ihnen zu Grunde liegenden Stoffwechselvorgängen, wäre hier weniger als in irgend einer anderen cytologischen

---

[1] Ich kann hier auf die mechanisch-physikalische Erklärung dieser Erscheinungen nicht näher eingehen und verweise statt dessen auf das verdienstvolle und ideenreiche Referat Albrecht's, der sich hiermit eingehend beschäftigt.

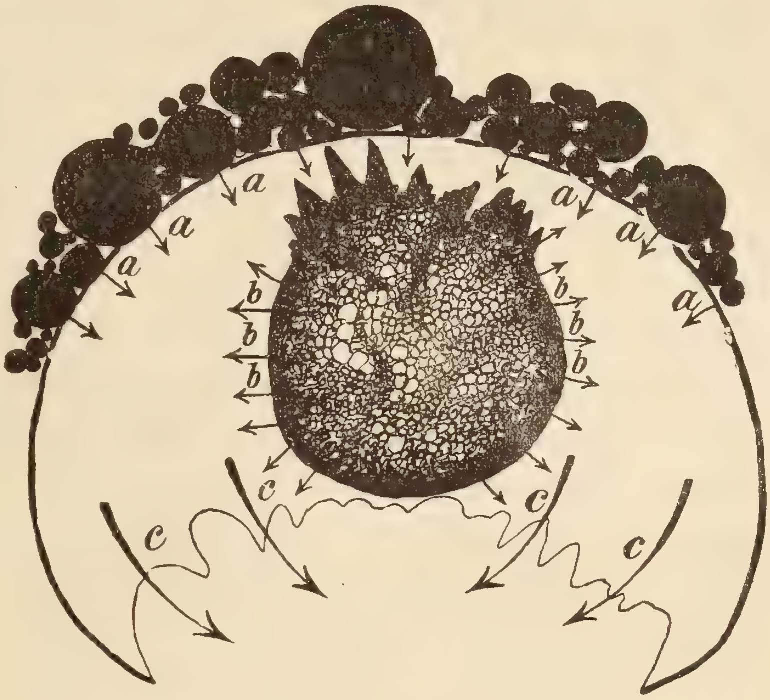
Arbeit am Platze gewesen. Zum Schluss möge noch eine gedrängte Darstellung der wichtigsten Resultate des letzten Theiles meiner Arbeit folgen, d. h. wie ich mir in groben Umrissen die Stoffwechselvorgänge in den Dotterzellen vorstelle.

Zum Vergleich mit meinen Ergebnissen lasse ich zunächst die Verworn'sche Auffassung der Stoffwechselvorgänge innerhalb des gesammten Zellleibes mit des Autors eigenen Worten und an seinem Schema erläutert folgen:



Textfig. 11.
Schema der Stoffwechselvorgänge in der Zelle (nach Verworn). Die Buchstaben sind im Text erklärt.

»Die Zelle — so schließt Verworn — nimmt Stoffe von außen auf, von denen ein Theil (*a*) bereits im Protoplasma bei der Berührung mit den im Protoplasma vorhandenen Stoffen Umsetzungen analytischer und synthetischer Natur erfährt. Von den aus diesen Umsetzungen resultirenden Stoffen wird ein Theil (*b*) als unbrauchbar sofort wieder ausgeschieden, ein anderer Theil (*c*) bleibt im Protoplasma und wird hier weiter verwendet, ein dritter Theil (*d*) wird dagegen dem Kern zugeführt. Der Kern enthält außerdem noch einen Theil der von außen aufgenommenen und unverändert durch das Protoplasma gegangener Stoffe (*e*). (Dieselben würden in unserem Fall zum Theil der Dottersubstanz in frühembryonaler Periode entsprechen.) Die in den Kern eintretenden Stoffe ($d + e$) erfahren nun ihrerseits wieder im Kern gewisse Umsetzungen, aus denen wieder Stoffe resultiren, die zum Theil nach außen abgegeben werden, ohne vom Protoplasma verändert zu sein (*f*), zum Theil in das Protoplasma gelangen, um hier weitere Verwendung zu finden (*h*), und zum Theil im Kern selbst bleiben (*s*).«



Textfig. 12.
Schema der Stoffwechselvorgänge im Kern von *Nassa mutabilis* Lam. Erklärung im Text.

Die Verarbeitung des Nahrungsdotters zu einem für die Zellsubstanz assimilirbaren Körper geschieht bei *Nassa* durch Vermittelung des Kerns (siehe Textfig. 12). Dieser nimmt den Dotter in gelöstem Zustand in sich auf[1] (*a*) und verarbeitet ihn zu einem anderen Stoffe, den er in das Cytoplasma ausscheidet (*c*). Die Aufnahme des Dotters wird bewirkt durch die Anziehungskraft, die eine vom Nucleolus ausgeschiedene Substanz (*b*) auf ersteren ausübt. Die Produktion letzterer erfolgt auf Grund eines Entmischungsvorganges, der im Kernkörper eine feste Substanz von einer flüssigen scheidet. Das in äußerster Feinheit im Kern vertheilte Chromatin besorgt die Verarbeitung des in ersterem aufgespeicherten Dotters zu einem für die lebende Substanz assimilirbaren Körper. Auch das vom Nucleolus gelieferte Sekret mag bei diesen Umsetzungsprocessen aktiv betheiligt sein. Zufolge der nach entgegengesetzten Seiten sich vollziehenden Fortsatzbildung der Nuclear- und Nucleolarsubstanz besteht bei den großen Dotterzellen eine scheinbare Polarität, die sich jedoch auf die verschiedenen Affinitäten der Theile derselben zu gewissen Stoffen zurückführen lässt: Die Fortsatzbildung des Nucleolus ist abhängig vom dorsal gelegenen Nahrungsdotter, die des Karyoplasmas ist bedingt durch das Abfließen des producirten Assimilationsstoffes nach der ventralen Seite (*c*). Der Grund, warum diese Stoffe sich gerade dahin begeben liegt in der Thatsache, dass sich hier die dichteste und umfangreichste Cytoplasmamasse (die Protoplasmainsel) befindet, zu der die assimilirbare Substanz naturgemäß die größte Affinität hat; sodann aus Gründen, die aus Nachstehendem noch hervorgehen.

---

[1] Bei sehr intensivem Stoffwechsels vielleicht auch in geformtem Zustande.

Die Thatsache, dass der Kern und der größte Theil des Cytoplasmas in unmittelbarer Nähe des Darmkanals liegen, kann nicht bedeutungslos sein. Da sich der Kern immer dort befindet, wo ihm eine Aufgabe obliegt (O. Hertwig), so deutet dies darauf hin, dass die Kerne mit dem Darmlumen in Beziehung zu treten suchen, indem sie einerseits Stoffe in dasselbe ausscheiden, andererseits solche aus demselben aufnehmen. So lange noch kein Darmlumen vorhanden ist, ermöglicht das Anschmiegen der größeren Dotterzelle an die übrigen Darmzellen eine direkte Aufnahme der von ersterer producirten Stoffe durch die letzteren, was ein schnelleres Wachsthum der Gewebe zur Folge haben muss. Späterhin, wenn ein geringes Lumen im Darme erscheint, mögen die Zellen direkt Stoffe in dasselbe ausscheiden und andere daraus aufnehmen. Letzteres erscheint von Bedeutung, wenn man die Brown-Séquard'sche Theorie der inneren Sekretion acceptirt, wonach jedem Organ, außer einer bestimmten Funktion, noch die Aufgabe zufällt, specifische Stoffe zu liefern, die zur Ausbildung und Unterhaltung anderer Organe unerlässlich sind.

Methews hat neuerdings in einem hochinteressanten Aufsatz darauf hingewiesen, dass dieses Princip auch schon während der Embryonalentwicklung niederer Thiere bedeutungsvoll sein möge. Von diesem Gedanken ausgehend scheinen sich mir auch am zwanglosesten die bereits citirten Experimente Crampton's an *Ilyanassa* erklären zu lassen: Der großen Dotterzelle würde demnach die Bedeutung eines Embryonalorgans zufallen, dem, neben anderem, die Funktion obliegt, gewisse zum Aufbau der Mesenchymzellen nöthige Stoffe zu produciren.

Göttingen, im Februar 1902.

Litteraturverzeichnis.

C. Acqua, Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. Malpighia. 1891. Vol. V.

E. Albrecht, IV. Allgemeine Morphologie und Physiologie. 1. Pathologie der Zelle. Der physikalische Bau des Nucleolus in normalen und pathologischen Zuständen. Ergebnisse d. allgem. Pathologie und path. Anatomie. 6. Jahrg. 1899. Wiesbaden 1901.

L. Auerbach, Zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne. Breslau 1874.

E. G. Balbiani, Sur l'origine des cellules et du noyau vitellin de l'oeuf chez les géophiles Zool. Anz. VI. Jahrg. Nr. 155 und 156. 1883.

—— Sur les mouvements qui se manifestent dans la tâche germinative chez quelques animaux. Gazette médicale de Paris. 36. anné. T. XX. 1865.

—— Observations sur le rôle du noyau dans les cellules animales. Compt. rend. T. LXI. 1865.

—— Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Contribution á l'étude du rôle physiologique du noyau cellulaire. Recueil zool. Suisse 1888. T. V.

H. Baum, Die morphologisch-histologischen Veränderungen in der ruhenden und thätigen Leberzelle. Deutsche Zeitschr. f. Thiermedicin und vergl. Pathologie. XII. Bd. Leipzig 1886.

C. van Bambeke, L'oocyte de Pholcus phalangioides Fuessl. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Jena 1897.

—— Recherches sur l'oocyte de Pholcus phalangioides. Arch. de Biol. T. XV. 1897.

N. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

A. A. Böhm, Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.

G. Born, Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. XXIV. Bd. 1885.

—— Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Ebenda. XLII. Bd. 1894

Th. Boveri, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzber. d. Ges. f. Morph. und Physiol. z. München 1889.

Alex. Brandt, Über das Ei und seine Bildungsstätte. Ein vergleichend-morphologischer Versuch mit Zugrundelegung des Insekteneies. Leipzig 1878.

K. Brandt, Über Aktinosphaerium Eichhorni. Inaugural-Dissertation Halle 1877.

A. Brauer, Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.

J. B. Carnoy und H. Lebrun, La cytodiérèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule T. XVI. 2. fasc. 1899.

E. G. Conklin, The embryology of Crepidula. Journal of Morphol. Vol. XIII. April 1897. No. 1.

H. E. Crampton, Experimental studies on Gasteropods development. With an appendix by E. B. Wilson. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. III. 1896.

Th. Eimer, Über amöboide Bewegungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikr. Anat. XI. Bd. 1875.

W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig, 1882.

M. Floderus, Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.

Ch. Garnier, Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion. Journ. de l'Anat et de Physiol. norm. et path. 36$^{\text{ième}}$ année 1900. Paris 1900.

J. Gerassimoff, Einige Bemerkungen über die Funktion des Zellkerns. Bull. de la soc. impér. des natural. de Moscou No. 4. 1890.

J. Gerassimoff. Über die Lage und Funktion des Zellkerns. Bulletin de la soc. impér. des natural. de Moscou. No. 2 und 3. 1900.

—— Über den Einfluss des Kerns auf das Wachsthum der Zelle. Bulletin de la soc. impér. des natural. de Moscou. No. 1 und 2, 1901.

A. Giardina. Sui pretesi movimenti ameboidi della Vesicola germinativa. Riv. Sc. Biol. Como. Vol. II. Nr. 617. 1900.

A. Gruber, Über künstliche Theilungen bei Infusorien. Biol. Centralblatt. Bd. IV, Nr. 23. 1885.

G. Haberlandt. Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.

Val. Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. 1. Über die biologische Bedeutung des Keimbläschenstadiums und über die Bildung der Vierergruppen. Arch. f. mikr. Anat. XLI. Bd. 1893.

—— Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. II. Theil: Über die Funktion des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen des Keimbläschens. Ebenda.

Max Hartmann. Studien am thierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zoologische Jahrbücher. Abth. f. Ontogenie der Thiere. XV. Bd. 4. H. 1902.

A. Henry, Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les vertébrés supérieures.

F. Hermann, Über regressive Metamorphose des Zellkerns. Anat. Anz. III. Bd. 1888.

O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrb. I. Bd. 1876.

—— Die Zelle und die Gewebe. 1. Heft. Jena 1893.

R. Hertwig, Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitzungsbericht d. Ges. f. Morph. und Physiol. in München. XI. Bd. 1898. Heft 1 und 2.

B. Hofer, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Zeitschrift f. Naturw. XXIV. Bd. Neue Folge. Jena 1890.

R. W. Hoffmann, Über Zellplatten und Zellplattenrudimente. Diese Zeitschr. LXIII. Bd. 1898.

—— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. Ebenda. LXIV. Bd. 1899.

P. Kidd, Observations on spontaneus movement of nucleoli. Quarterly Journal of micr. sc. Vol. XV. 1875.

G. Klebs, Über den Einfluss des Kerns in der Zelle. Biol. Centralblatt Nr. 7. 1887.

E. Knappe, Studien über die Zellen im sogenannten Bidder'schen Organ der Bufoniden in »Biologische Studien«. Die Organisation der thierischen Zelle von Arnold Brass. II. Heft. Halle 1887.

E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Anat. und Ontogenie. IV. Bd. 1891.

L. List, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. I. Über die Färbung thierischer Gewebe mit Berliner Blau. Mittheil. d. Zool. Stat. von Neapel. XIII. Bd. 1896.

E. Lönnberg, Kernstudien. Biologiska Föreningens Förhandlingar. Bd. IV. Mars—April 1892. Häft 6—7.

S. M. Lukjanow, Über eine eigenthümliche Kolbenform des Kernkörperchen. Arch. f. mikr. Anat. XXXII. Bd. 1888.

A. Mathews, Internal secretion in relation to variation and development. Science No. 122. Vol. V. 30. April 1897.

—— The changes in structure of the pancreas cell. Journal of Morphol. Vol. XV. Dec. 1899. Suppl.

Fr. Meves, Über den Einfluss der Zelltheilung auf den Sekretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve. Festschrift zum 70. Geburtstag von Kupffer. Jena 1899.

A. Meunier, Le nucléole de Spirogyra. La Cellule. Vol. III.

L. Mitzkewitsch, Flora. LXXXV. Bd. 1898.

J. W. Moll, Observations in Spirogyra. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. 2. S. Amsterdam 1893.

T. H. Montgomery, Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journal of Morphology Vol. XV. 1899.

F. Nissen, Über das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen bei der Absonderung. Arch. f. mikr. Anat. XXVI. Bd. 1886.

A. Noll, Morphologische Veränderungen der Thränendrüse bei der Sekretion. Arch. f. mikr. Anat. XXXVIII. Bd. 3. H. 1901.

Nussbaum, Über spontane und künstliche Theilung von Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.

E. Palla, Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. Flora 1890. Jahrg. 73.

K. Peter, Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. LIII. Bd. 1899.

O. vom Rath, Über den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von Anilocra mediterranea Leach im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1895.

L. Rhumbler, Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Ebenda. Bd. LVI. 1893.

Fr. Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift d. naturforsch. Ges. zu Halle 1879.

A. Schneider, Nouvelles observations sur la sporulation du Klossia octopiana. Arch. de zool. expérim. et gén. Sér. 2. I. 1883.

A. E. von Smirnow, Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. Arch. f. mikr. Anat. LIX. Bd. 3. H. 1901.

C. Sokolowa, Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes. Bull. de la société impér. des natural. de Moscou. 1891.

J. Steinhaus, Über Becherzellen im Dünndarmepithel der Salamandra maculosa. Arch. f. Physiologie. Jahrg. 1888. Leipzig 1888.

E. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

—— Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.

F. Stuhlmann, Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an Insekten, Spinnen, Myriapoden und Peripatus. Berichte d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. I. Bd. 1886.

E. Tangel, Über die Theilung der Kerne in Spirogyrazellen. Sitzungsbericht d. k. Akademie d. Wiss. in Wien. I. Abth. Aprilheft 1882.

v. la Valette St. George, Über den Keimfleck und die Deutung der Eitheile. Arch. f. mikr. Anat. II. Bd. 1866.

M. Verworn, Biologische Protistenstudien. Diese Zeitschr. XLVI. Bd. 1888.
—— Biologische Protistenstudien II. Ebenda. L. Bd. 1890.
—— Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflügers Archiv für die ges. Physiologie d. Menschen und d. Thiere. LI. Bd. 1. u. 2. Heft. 1891.
C. van Wisselingh, Über den Nucleolus von Spirogyra. Ein Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Botanische Zeitschr. I. Abth. Originalabhandl.. Heft XI/XII. 1. Dec. Leipzig 1898.
A. Zimmermann. Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Eine kritische Litteraturstudie. Jena 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat unter Anwendung der Zeiss'schen Apochromaten in der Höhe des Objekttisches entworfen. Alle Stadien sind entwicklungsgeschichtlichem Material von *Nassa mutabilis* Lam. entnommen. Die Beobachtungen wurden an Schnitten von 5 μ und 7 μ Dicke angestellt.

Zeichenerklärung:

Ekt, Ektoblast;
En, Enddarm;
gr.Ma, größere Makromere;
gr.MK, größerer Makromerenkern;
kl.Ma, kleinere Makromere;
kl.MK, kleinerer Makromerenkern;
L.Sch, Leberschläuche;
Mag, Magen;
Ni, Niere;
Nu, Nucleolus;
O, Otolithenblase;
Pr.Z, Protoplasmazapfen;
R.d.D, Rest des Dotters;
S.H, Sekrethof;
St, Stomodäaleinstülpung;
S.V, Sekretvacuole.

Tafel XXXVI.

Fig. 1. Zeichnung nach Totalpräparat eines Viererstadiums. Sie soll die Vertheilung des Nahrungsdotters in den vier Makromeren demonstriren. Komp.-Oc. 6, Obj. 6. Färb.: Alaunkarmin.

Fig. 2. Sagittalschnitt (kombinirt aus zwei Schnitten). Die Makromeren werden von der Ektoblastlamelle umwachsen. (Die Grenze zwischen den beiden hier sichtbaren Makromeren ist hier deutlicher gezeichnet, als sie in Wirklichkeit zu sehen ist.) Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Ehrlich'sches Hämatoxylin.

Fig. 3[1]. Etwas seitlicher Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo. Der größere Makromerenkern hat bereits seine Wanderung nach der ventralen Seite angetreten. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 4. Mittlerer Sagittalschnitt. Der Ektoblast hat die Makromeren zu mehr als zwei Drittel umwachsen. Links befindet sich der große Dotterkern, rechts derjenige der mittleren, kleineren Makromere. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

Fig. 5. Etwas seitlicher Sagittalschnitt durch eine junge Larve. Der Darmkanal besitzt noch kein Lumen. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: Heidenhain'sches Verfahren.

---

[1] Die Figuren 3 und 4 waren erst für den Text bestimmmt und sollten nur aus schwarzen Punkten und Strichen bestehen. Ich bitte desshalb die etwas verschiedene Darstellung zu entschuldigen.

Fig. 6. Seitlicher Sagittalschnitt durch eine junge Larve. Eine der ehemaligen kleineren Makromeren liegt nach vorn. Die Assimilation der Dotterbestandtheile ist in ihr schon in weit ausgedehnterem Maße erfolgt als in der größeren Makromere. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Tafel XXXVII.

Fig. 7. Querschnitt durch die Gegend des größeren Makromerenkerns. Derselbe liegt dorsal über dem Darmlumen, welches letztere fast vollständig von einem vor ihm sich befindenden Protoplasmapfropf ausgefüllt wird. Komp.-Oc. 6. Obj. 3. Färbung mit BÖHMER's Hämatoxylin, Nachfärbung mit Eosin.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo zur Demonstration der Lage des größeren Makromerenkerns in Bezug auf den Darmkanal. Aller Dotter bildet eine einheitliche Masse. Hinten hat sich das untere Darmblatt nach der dorsalen Seite umgeschlagen; es beginnt langsam den freien Theil der ehemaligen großen Dotterblastomere zu umwachsen. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 9. Schiefer Sagittalschnitt durch die rechte Hälfte einer seit 1—2 Tagen ausgeschwärmten Veliger-Larve, zur Demonstration des Dotterrestes und des degenerirten großen Makromerenkerns. Schale entkalkt durch salzsauren Alkohol. Komp.-Oc. 6, Obj. 8. Färb.: BÖHMER'sches Hämatoxylin.

Fig. 10. Kern einer der kleineren Makromeren. Die Kernmembran ist auf der Seite nach dem Dotter zu aufgelöst. Rings um den Kern befindet sich eine Sekretlache. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 11. Kern einer der kleineren Makromeren. Ähnliches Verhalten desselben wie in Fig. 10. Der Nucleolus hat pseudopodienartige Fortsätze nach der Dotterseite hin ausgesandt. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 12. Kern einer der kleineren Makromeren. Ähnliches Verhalten desselben wie auf den beiden vorhergehenden Zeichnungen. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 13—18 u. 18*a*. Secernirende Kerne. Nucleolus mit pseudopodienartigen Fortsätzen nach der Dotterseite zu. Zum Theil von Vacuolen durchsetzt. Nach dem Lumen des Darmes zu ist die Kernmembran geschwunden. Dorthin richtet die Kernsubstanz pseudopodienartige Fortsätze. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 19. Der größere Makromerenkern ist eben auf der ventralen Seite angelangt. Er hat bereits nach unten zu seine Membran aufgelöst. Ein Protoplasmafortsatz existirt noch nicht. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 20 und 20*a* (siehe die folgende Tafel). Zwei auf einander folgende Schnitte durch den größeren Makromerenkern. Dieselben weisen auf Beziehungen zwischen dem Verlauf des Darmes und den großen Makromerenkernen hin. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Tafel XXXVIII.

Fig. 21. Größerer Makromerenkern. Der Nucleolus ist stark vacuolisirt. Nach ventralwärts sendet der Kern ausnahmsweise scharfe Zacken. Komp.-Oc. 6. Obj. 3. Färb.: EHRLICH's Triacidgemisch.

Fig. 22. Schiefer Schnitt durch den größeren Makromerenkern. Vom Nucleolus aus sieht man Flüssigkeitsrinnen in das Karyoplasma sich erstrecken. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 23 und 24. Die Kerne sind ganz von Sekret durchtränkt. Ventralwärts ist die Kernmembran aufgelöst und das Karyoplasma im Zustand des »Verschwimmens«. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 25. Ähnliches Bild. Außer dem großen Nucleolus befindet sich hier ausnahmsweise noch ein accessorischer Nucleolus im Kern. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: EHRLICH'sches Triacidgemisch.

Fig. 26—29. Rückbildungszustände des größeren Dotterzellkerns. Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sche Methode, bei Fig. 29 jedoch BÖHMER'sches Hämatoxylin.

Fig. 30. Größerer Makromerenkern mit Sekrethilus. Unterhalb desselben kleinere Entodermkerne. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Fig. 31. Kleinere Entodermkerne, die sich ähnlich wie die größeren Makromerenkerne verhalten. Komp.-Oc. 6, Obj. 3. Färb.: HEIDENHAIN'sches Verfahren.

Über die Anatomie und Zwittrigkeit der Cucumaria laevigata.

Von

August Ackermann.

Mit Tafel XXXIX und 8 Figuren im Text.

Die durch ihre Brutpflege bekannte antarktische *Cucumaria laevigata* wurde bereits von Ludwig bei Beschreibung der Holothurien der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise (18, p. 32) bezüglich der Ausbildung der Kalkkörper einer eingehenden Untersuchung unterworfen. Hiernach bilden die Kalkkörper Gitterplatten, die sich aus einem regelmäßigen Primärkreuz entwickeln und anfangs vier Öffnungen besitzen, welche auch später durch ihre Größe und Stellung stets als solche erkenntlich bleiben. Zwischen den Kalkkörpern von alten und jungen Thieren besteht in so fern ein Unterschied, als mit zunehmendem Alter des Thieres die Kalkkörper einer Rückbildung anheimfallen, nämlich kleiner werden und mit weniger Öffnungen und Knoten ausgestattet sind als bei den jüngeren Individuen. Weitere Beobachtungen stellte derselbe Forscher an Exemplaren an, die von der Valdivia-Expedition bei den Kerguelen-Inseln gesammelt waren. Diese Beobachtungen sind aber noch nicht zur Veröffentlichung gelangt; sie wurden mir im Manuskript in freundlichster Weise vom Verfasser zur Benutzung überlassen. Dieselben beziehen sich zunächst auf die Anordnung der Kalkkörper, die bei weniger als 100 mm großen Thieren in der vorderen Körperhälfte viel zerstreuter vorkommen als in der hinteren; bei den 100 und mehr mm langen Thieren dagegen fehlen die Kalkkörper völlig. Ferner machte Ludwig an den Kerguelen-Exemplaren die bemerkenswerthe Entdeckung, dass die Thiere zwitterig sind. Die vorderen Schläuche der Geschlechtsdrüse liefern Eier, die hinteren Samen. Beiderlei Schlaucharten unterscheiden sich durch ihre äußere Gestalt, indem die weiblichen viel kürzer und dünner sind als die männlichen Schläuche. Die Brutbeutel, nur bei einigen wenigen Exemplaren vorhanden, enthielten fast alle reife Eier, welche einen Durchmesser von 1,34 mm bis 1,5 mm aufwiesen. Nach Ludwig entstehen diese Beutel durch Einstülpungen der äußeren Haut und bleiben mit der Außenwelt durch eine Öffnung in Verbindung. Man unterscheidet einen rechten und einen linken Beutel, »die beiderseits vom mittleren ventralen Radius etwas hinter oder seltener in der Körpermitte ihre Stelle haben; dabei halten sie zur hinteren Insertion der Rückziehmuskeln keine konstante Lagebeziehung fest, indem sie bald davor bald dahinter liegen«. Die Beutel können durch Einschnürungen in mehrere Abtheilungen zerlegt werden, die unter einander in offenem Zusammenhange bleiben.

Die gleichen Individuen, an denen die eben erwähnten Beobachtungen angestellt wurden, standen auch mir zur Verfügung und sollen im Folgenden einer näheren Darlegung ihrer anatomischen Verhältnisse und ihrer Zwittrigkeit unterzogen werden.

Die Größe der vorliegenden Thiere schwankt zwischen 3,5 mm und 120 mm; die größeren Individuen sind in Alkohol konservirt, während bei den kleineren außer Alkohol auch Sublimat und Formol benutzt wurde. Für meine an Quer- und Längsschnittserien angestellten Untersuchungen wandte ich folgende Doppelfärbungsmethoden an: Boraxkarmin und Indigkarmin, Hämatoxylin und Orange, Hämatoxylin und Eosin, sowie Heidenhain'sches Eisenhämatoxylin, verbunden mit einer Plasmanachfärbung mittels Orange oder Eosin. Alle Methoden gaben mir vorzügliche Resultate.

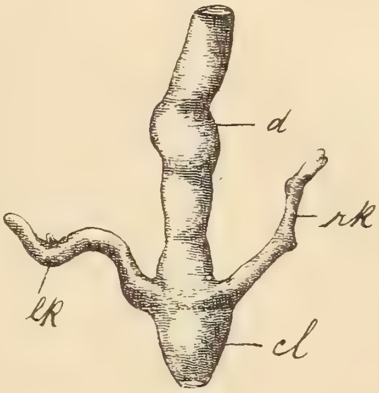
Die Körperhaut zeigt den für die Holothurien bekannten histologischen Aufbau aus einer zarten Cuticula, einem äußeren Epithel und einer Bindegewebsschicht. Von Hautdrüsen konnte ich in dem äußeren Epithel nur einzellige flaschenförmige Drüsen erkennen. Man unterscheidet an diesen einen großen rundlichen Zellleib, welcher den Zellkern einschließt und einen langen, geraden, oft korkzieherartig gewundenen Ausführungsgang, der die Cuticula durchbricht und das Drüsensekret nach außen befördert. Der Inhalt der Drüsen ist feinkörniger Natur und zeichnet sich durch reichliche Farbstoffaufnahme aus, was besonders bei Hämatoxylinfärbungen hervortritt. Die Drüsenzellen sind nicht gleichmäßig in der Haut vertheilt, sondern werden vor Allem in der Mundhaut, den Tentakeln und den Saugscheibchen der Füßchen angetroffen. In den oberen Schichten des Bindegewebes liegen in Lücken desselben die Kalkkörperchen, während die unteren Schichten lückenlos sind. In letzteren nehmen die Bindegewebsfibrillen einen zum Querschnitte des Körpers parallelen Verlauf an.

Der Bindegewebsschicht folgt nach innen die Quermuskulatur, die in den Radien eine Unterbrechung erleidet. Zwischen ihr und der Bindegewebsschicht begegnet man gelben Plasmawanderzellen, die nur bei größeren Exemplaren von 25 mm an angetroffen werden, bei kleineren Thieren dagegen nicht vorhanden sind. Die in den Radien gelegenen Längsmuskel spalten in ihrem hinteren Drittel je einen ungetheilten Retraktor ab; die Retraktoren heften sich mit ihrem stark verbreiterten freien Ende an die Radialien des Kalkringes an und treffen hier mit den oberen Enden der Längsmuskeln zusammen. Nach dem After zu verschwinden die Längsmuskel vollständig; die Quermuskulatur wird an dieser Stelle zu einer Ringmuskulatur und bildet so den Sphinkter oder Schließmuskel des Afters. Einen gleichen Schließmuskel trifft man im Umkreise der Mundöffnung in der Mundhaut an; die Ringmuskulatur der Mundhaut geht alsdann unmittelbar in diejenige des Darmrohres über.

An dem Darmtractus unterscheidet man bekanntlich vier Abschnitte: den Ösophagus, den Magen, den Dünndarm und den Enddarm oder die Kloake. Von außen wird das ganze Darmrohr von einem kubischen bis plattenförmigen Epithel, dem Cölomepithel überzogen. Hierauf folgt nach innen eine äußere Bindegewebslage, die am Ösophagus und am Anfange des Dünndarmes zu einer starken Entfaltung gelangt, so dass sie hier auf dem Darme zottenförmige Erhebungen bildet, was bei äußerer Betrachtung diesen Darmabschnitten ein sammetartiges Aussehen verleiht. In den übrigen Darmabschnitten dagegen ist die äußere Bindegewebslage schwächer ausgebildet. Als nächstfolgende Darmschicht treffen wir eine Muskelschicht an, die aus Ring- und Längsmuskelfasern besteht. Diese zeigen im Ösophagus, Dünndarm und der Kloake die regelmäßige Anordnung, nämlich Längsfasern innen und Ringfasern außen, während im Magen ein Wechsel in der Lagerung der beiden Muskelschichten eintritt, so dass hier die Ringfasern innen von den Längsfasern angetroffen werden. Außerdem kommt im Magen die Ringmuskulatur zu einer mächtigen Entfaltung. Ein solcher Wechsel der Muskelschichten ist bis jetzt nur bei den Aspidochiroten und Synaptiden beobachtet worden. So fand z. B. JOURDAN (12, p. 32) bei *Stichopus regalis* und *Holothuria tubulosa* im Magen einen Wechsel in der Muskelanordnung, während HAMANN (8, p. 74) bei *Synapta digitata* eine der regelmäßigen Anordnung entgegengesetzte beschreibt. Der Muskelschicht folgt weiter nach innen die innere Bindegewebsschicht und das eigentliche Darmepithel. Dieses zeigt Quer- und Längsfaltung, so dass es hierdurch zur Bildung von inneren Zotten kommt. Im Magen dagegen haben wir nur Längsfaltung, die durch leichte Einbuchtungen schwach angedeutet wird. Über die Elemente, welche das innere Darmepithel zusammensetzen, kann ich wegen ungeeigneter Konservirung nichts Bestimmtes anführen. Das Innenepithel des Ösophagus wird von einer Cuticula überzogen, welche eine direkte Fortsetzung der die Körperoberfläche bedeckenden Cuticula ist. Sie setzt sich bis in den Magen hinein fort, wo sie eine ansehnliche Dicke erhält; diese schwankt bei einem 70 mm großen Exemplare zwischen 21,3 μ und 26,7 μ. Im Dünndarme dagegen fehlt die Cuticula vollständig. Die Befestigung des Darmes an die Körperwand geschieht durch ein Aufhängeband oder Mesenterium. Dieses befestigt den ersten absteigenden Darmschenkel im mittleren dorsalen Interradius, den aufsteigenden Schenkel im linken dorsalen Interradius. Was die Anheftung des Mesenteriums vom zweiten absteigenden Darmschenkel betrifft, so erfolgt diese bei jungen wie bei alten Thieren im mittleren ventralen Radius. Dieses Verhalten steht mit den Beobachtungen Östergrens (19) im Einklang, nach welchen bei den meisten Dendrochiroten der dritte Darmschenkel dem linken ventralen Interradius oder dem mittleren ventralen Radius angehört. Das Mesenterium des zweiten Schenkels, das bei jungen Thieren (9 mm) als einheitliche Membran auftritt, ist bei den älteren Individuen nur noch in Form einzelner Bindegewebsbänder erhalten.

Auf der ventralen und dorsalen Seite des Dünndarms lagert je ein Blutgefäß, die als ventrales oder antimesenteriales und als dorsales Gefäß unterschieden werden. Beide liegen der Darmwand dicht an und setzen sich histologisch aus einem äußeren Epithel, einer Bindegewebslage und längsverlaufenden Muskelfasern zusammen. Das äußere Epithel bildet eine direkte Fortsetzung des äußeren Darmepithels, dessgleichen die Bindegewebsschicht eine solche der äußeren Darmbindegewebslage. Dagegen erstrecken sich die Ringmuskeln des Darmes nicht in die Wandung des Blutgefäßes hinein, sondern erleiden hier eine Unterbrechung, während ein Zusammenhang zwischen den Längsmuskelfasern der Darmwand und denen des Blutgefäßes hergestellt wird. Streckenweise ist die Unterbrechung der Ringmuskeln aufgehoben, so dass hierdurch gleichsam das Blutgefäß von den tieferen Schichten des Darmes abgetrennt erscheint.

Als Darmanhänge sind am Enddarme die Kiemenbäume oder Wasserlungen zu erwähnen, von denen hier zwei Hauptstämme vorhanden sind, die getrennt in die Kloake münden. Sie dienen nach den Untersuchungen von Hérouard (10) und Bordas (3) vier verschiedenen Funktionen: einer hydrostatischen, einer respiratorischen, einer exkretorischen und einer amöboide Zellen erzeugenden Funktion. Histologisch bestehen sie aus denselben Elementen wie der Darm. Das hat seinen Grund, in ihrer Entstehung, indem sie nämlich durch Ausstülpungen des Enddarmes gebildet werden. Indessen ist über ihre Entwicklung bis jetzt wenig Näheres bekannt geworden. Danielssen und Koren (16, p. 299) erwähnen ihr erstes Auftreten als hohle Röhren am Enddarme bei den von ihnen zu *Holothuria tremula* gerechneten Thieren. Bei einem 4—4,5 mm großen Jungen von *Cucumaria laevigata* beobachtete Ludwig (18, p. 35) an der Kloake und zwar am Vorderende ihres dorsalen Bezirkes ein Paar kurze schlauchförmige Aussackungen, welche die Anlage der Athmungsorgane darstellen. Dessgleichen konnte ich an einem 3,5 mm großen Thiere an dem Übergange des Dünndarms in die Kloake zu beiden Seiten derselben die Anlage der Wasserlungen als kleine unverzweigte Blindschläuche erkennen (s. Textfig. 1). Mit zunehmender Größe des Thieres beginnen die Schläuche sich seitlich zu verzweigen. So hatte bei einem 9 mm großen Individuum die rechte Lunge drei, die linke zwei kleine Seitenäste getrieben, während die Spitze der beiden Lungenstämmchen Anzeichen einer weiteren Theilung erkennen ließ.



Textfig. 1.
Dünndarm und Kloake eines 3,5 mm großen Exemplars, die ersten Anlagen der Wasserlungen zeigend. *cl*, Kloake; *d*, Dünndarm; *lk*, *rk*, linke und rechte Wasserlunge.

Der den Ösophagus umgebende Kalkring ist des Genaueren von Ludwig beschrieben worden. Er ist bei dieser Species schwach ausgebildet, aber immerhin noch deutlich wahrzunehmen. Bei jungen wie bei alten Thieren bleiben die Radialia und Interradialia zeitlebens getrennt; sie werden durch Bindegewebsbänder, die von einzelnen Muskelfasern durchzogen werden, zusammengehalten. Die Interradialia sind kleiner als die Radialia und haben eine dreieckige Form, während die Radialia dreiarmig gestaltet sind. Die Kalkringstücke werden von einem Flechtwerk gebogener und verzweigter Kalkstäbchen aufgebaut. Anfangs sind, wie ich konstatiren konnte, die Arme der Radialia einander gleich; später wird das Wachsthum ungleich, indem der vordere Arm sich durch eine stärkere Größenzunahme vor den beiden andern auszeichnet, so dass nachher die Radialia eine mehr gestreckte Form annehmen. Die Interradialia dehnen sich gleichmäßig aus. Beistehende Tabelle giebt hierüber

Körpergröße des Thieres in mm	Differenz d. Körpergrößen	Länge der Radialia in mm	Differenz der Längen der Radialia	Breite der Radialia in mm	Differenz der Breiten	Größe der Interradialia in mm	Differenz der Interradialia
5		0,274		0,274		0,076	
	4		0,126		0,026		0,014
9		0,40		0,30		0,09	
	18		0,52		0,33		0,222
27		0,92		0,63		0,312	
	43		0,40		0,284		0,111
70		1,32		0,914		0,423	

Aufschluss, zugleich zeigt sie auch, dass bei jüngeren Thieren das Wachsthum des Kalkringes stärker vor sich geht wie bei älteren Thieren, oder mit anderen Worten, dass im Verhältnis zur Körpergröße der Kalkring immer kleiner wird. Es tritt dieses deutlich hervor, wenn man die Verhältniszahlen zwischen den Differenzen der Körperlängen und den Zahlen der übrigen Differenzkolonnen bildet.

Hinter dem Kalkring liegt der Wassergefäßring, an den Ösophagus durch Bindegewebsstränge befestigt. Er entsendet fünf Hauptstämme, die sich der Innenseite der Radialia anlagern. Jeder Stamm spaltet sich in drei Äste, wovon zwei gleiches Lumen besitzen und die Fühlerkanäle bilden, während der mittlere Ast am engsten ist und als radiales Wassergefäß nach den Ambulakren umbiegt. Er wird von dem radialen Blutgefäß begleitet, das aus dem Blutgefäßringe entspringt, welcher der Innenseite des Wassergefäßringes anliegt. Die Zahl der dem Wassergefäßringe anhängenden Poli'schen Blasen schwankt zwischen eins und fünf; meist trifft man zwei Blasen an und zwar eine stets im linken dorsalen Interradius, während die Lage der übrigen Blasen wechselnd ist. Der Steinkanal besitzt eine U-förmige Gestalt und liegt im dorsalen Mesenterium eingebettet; der absteigende Schenkel auf der linken, der aufsteigende auf der rechten Seite des Mesenteriums. Er mündet mit einem von mehreren Öffnungen durchbohrten Madreporenköpfchen in die Leibeshöhle. Dieses tritt ganz aus dem Mesenterium heraus und wird von zahlreichen Kalkstäbchen durchsetzt. Sonstige Kalkeinbettungen kommen im Steinkanale nicht weiter vor.

Der zwischen dem Ösophagus einerseits und dem Wassergefäßringe mit seinen abgehenden Kanälen, sowie dem Kalkringe andererseits befindliche Raum der Leibeshöhle wird als Schlundsinus, oder nach Hérouard (10) als Peripharyngealraum bezeichnet. Er steht mit der Leibeshöhle an seinem hinteren Ende durch eine Ringspalte in Verbindung, da der Wassergefäßring dem Darmrohre nicht dicht anliegt, sowie seitlich durch fünf Öffnungen, welche zwischen den fünf Hauptwassergefäßstämmen liegen. Nach vorn zu wird der Pharyngealraum von der Mundhaut begrenzt.

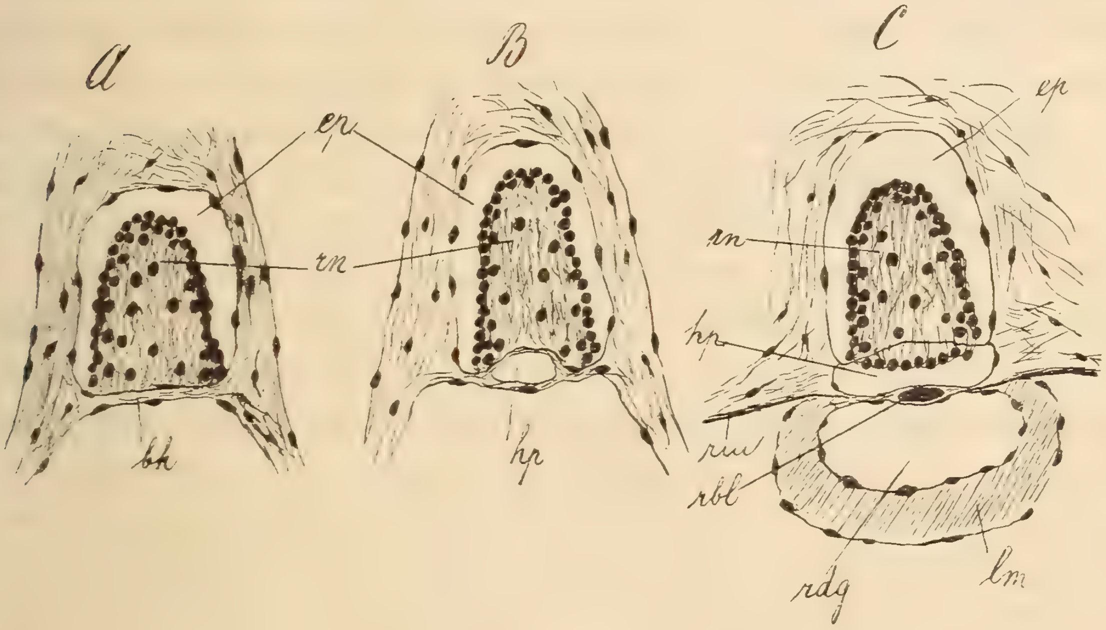
Im Anschluss an die Leibeshöhle möchte ich zweier Kanäle Erwähnung thun, welche in den Ambulakren auf der Außen- und Innenseite des Radialnerven angetroffen werden, nämlich des Epineural- und Pseudohämalkanals. Beide Kanäle sind schon von vielen Forschern beschrieben worden, doch ist man wegen ihrer Bedeutung über Vermuthungen noch nicht hinausgekommen. So weit aus den neuesten Untersuchungen hervorgeht, und auch ich es für *Cucumaria laevigata* bestätigt fand, sind beide Kanäle von der Leibeshöhle, mit der sie früher in Zusammenhang gebracht wurden, vollständig abgeschlossen und bilden ein eigenes Kanalsystem für sich. Sie stehen mit der Entwicklung des Nervensystems in inniger Beziehung, wie es sich im Folgenden zeigen wird.

Das Nervensystem der Holothurien besteht aus einem centralen Theile, gebildet von dem Nervenringe und den Radialnerven, sowie einem peripherischen Theile, unter welchem man die Verzweigungen des centralen Systems zusammenfasst. Der Nervenring ist am Fuße der Tentakel in der Mundscheibe eingebettet und von dem unter ihm gelegenen Peripharyngealraum durch eine dünne Membran getrennt, die hauptsächlich aus Bindegewebe besteht. In meinen Präparaten konnte ich nur die Abzweigung der zehn Tentakelnerven, sowie der fünf Radialnerven vom Nervenringe deutlich erkennen. Im Querschnitt zeigt der Nervenring einen halbmondförmigen Umriss. Zahlreiche Kerne umgrenzen seine Außenfläche, das Hamann'sche Deckepithel bildend, während das Innere Ganglienzellen und Nervenfibrillen enthält. Die Kerne der Ganglienzellen sind von rundlicher Form und von denen des Deckepithels durch ihre Größe zu unterscheiden. Ein anderes Bild dagegen bieten die Querschnitte der Radialnerven, da diese durch eine feine Membran in ein schmales inneres und ein breites äußeres Band gespalten werden. Diese Spaltung der Radialnerven ist sekundärer Natur, weil entwicklungsgeschichtlich die radialen Nerven ungetheilt aus dem Nervenringe hervorsprossen. In seinen Untersuchungen über die Entwicklung von *Cucumaria planci* beschreibt Ludwig (17, Nr. 32, p. 608) die erste Anlage des centralen Nervensystems als einen am Boden der Mundhaut auftretenden Ringwulst, gebildet von Ektodermzellen. Diese Anlage senkt sich allmählich in die Tiefe der Mundscheibe und trennt sich von der über ihr hinwegziehenden Zellenlage durch einen feinen Spaltraum vollständig ab. In diesem Spaltraum haben wir das erste Auftreten des Epineuralringes vor uns. Von dem Nervenringe strahlen alsdann die fünf Radialnerven aus, die auf der Außenseite von gleichen Spaltraumbildungen begleitet werden, welche mit dem Epineuralringe in Verbindung stehen und als Epineuralkanäle persistiren. Eine Sonderung der Radialnerven in zwei Bänder ist dagegen noch nicht zu bemerken. Am 20. Entwicklungstage der *Cucumaria planci* schildert Ludwig die Bildung des Pseudohämalkanals, der gleichfalls als eine Spaltbildung zwischen Radialnerv und radialem Wasserkanal sichtbar wird. »Es rücken alsdann von den Seitenrändern des Radialnerven herkommende Zellen an die Außenwand der Spalte, um hier zu den inneren Randzellen des fertigen Radialnerven zu werden« (17, Nr. 10, p. 189). Durch diesen Vorgang scheint es mir zur Bildung der beiden Nervenbänder zu kommen. Denn aus Querschnittserien durch junge Exemplare von *Cucumaria laevigata* war Folgendes zu erkennen:

Wie schon erwähnt, ruhte der Boden des Nervenringes auf einer dünnen Bindegewebshaut. Diese begleitet auch den sich abzweigenden Radialnerven (s. Textfig. 2 *A*). Kurz vor der Stelle, wo das radiale Wasser- und Blutgefäß sich an den Radialnerven anlagert, beginnt in der Bindegewebshaut des Nerven eine Spalte sichtbar zu werden (s. Fig. *B*), die den Anfang des Pseudohämalkanals, oder wie ich ihn fortan im Anschluss an Gerould (6, p. 140) bezeichnen werde, des Hyponeuralkanals darstellt. Es ist dies dieselbe Stelle, an welcher auch Cuénot (4) den Hyponeuralkanal blind enden lässt. Nachdem sich nun das Blut- und Wassergefäß der Innenwand des Hyponeuralkanals angelegt haben, wendet sich die am Radialnerven liegende äußere Wand des Kanals in das Innere des Nerven, indem sie so von diesem ein schmales Band abtrennt. Diese Abtrennung wird wohl im Anschluss an die Untersuchungen Ludwig's dadurch zu Stande gekommen sein, dass eben die Randzellen des Radialnerven an die Außenwand des Hyponeuralkanals wandern.

Während die Epineuralkanäle durch den Epineuralring mit einander kommuniciren, besitzen die Hyponeuralkanäle keinen ähnlichen Ring und treten desshalb auch unter einander nicht in Verbindung. Sie sind lediglich auf die Radialnerven beschränkt, da die Fühlernerven kein dem Hyponeuralkanal gleichwerthiges Gebilde aufzuweisen haben; wohl aber sind diese auf ihrer Außenseite in gleicher Weise wie die Radialnerven von Epineuralkanälen begleitet, die vom Epineuralring entspringen. Nach hinten enden sowohl Epiwie Hyponeuralkanäle blind. Fragen wir uns nun nach der Bedeutung dieser Kanäle, so werden wir wohl der Ansicht von HÉROUARD (10, p. 89) zustimmen müssen, welcher sie lediglich als Schutzorgane für die Nerven gegen Druck u. dergl. in Anspruch nimmt.

Geschlechtsorgane. Wie schon in der Einleitung hervorgehoben worden, haben wir es bei *Cucumaria laevigata* mit einer zwittrigen Holothurie zu thun. Außer *Cucumaria laevigata* kennen wir aus der Familie der Dendrochiroten bis jetzt noch drei Arten, welche gleichfalls Hermaphroditismus aufweisen. Es sind dies *Ocnus javanicus*, *Cucumaria crocea* und *Pseudopsolus macquariensis*. Bei *Ocnus javanicus* haben wir kleine und große Genitalschläuche zu unterscheiden, wovon erstere die männlichen, letztere die weiblichen Zeugungsorgane darstellen. Bei *Cucumaria crocea* liegen männliche und weibliche Genitalschläuche nicht getrennt neben einander, sondern die einzelnen Schläuche selbst sind Zwitterschläuche, indem der proximale Theil des Schlauches als weibliche, der distale als männliche Drüse funktionirt. *Pseudopsolus macquariensis* besitzt nach



Textfig. 2.

Querschnitt durch den Radialnerven einer 6 mm großen *Cucumaria laevigata*. *A* giebt einen Querschnitt durch den Nerven an der Stelle, wo er aus dem Nervenringe austritt. *B* eine etwas tiefer gelegene Stelle, wo die Bindegewebshaut *bh* sich spaltet, um den Hyponeuralkanal *hp* zu bilden. In *C* lagert sich das radiale Wassergefäß *rdg* mit dem radialen Blutgefäß *rbl* an, der Nerv zeigt sich nun aus einem breiten äußeren und schmalen inneren Band zusammengesetzt. Sonstige Bezeichnungen: *ep*, Epineuralkanal; *lm*, Längsmuskelband; *rm*, Quermuskeln.

Ludwig (18, p. 49) vordere, nur Eier producirende Schläuche und hintere, im Gegensatz zu den weiblichen Gonaden, sehr lange männliche Schläuche. Wie die Verhältnisse bei *Cucumaria laevigata* liegen, wird sich aus den nachfolgenden Untersuchungen ergeben. Da die kürzlich von Théel (28) aus der Familie der Aspidochiroten beschriebene zwittrige *Mesothuria intestinalis* ähnliche Verhältnisse aufweist, wie sie bei *Cucumaria laevigata* zu finden sind, so möchte ich hier die wichtigsten Punkte seiner Beobachtungen vorausschicken:

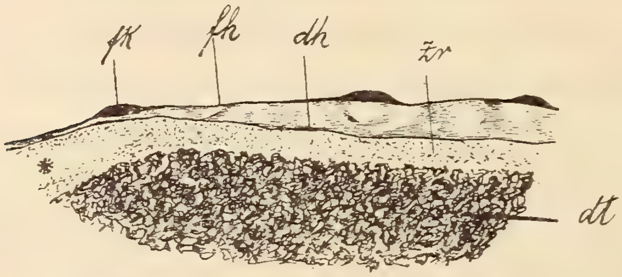
Die Genitalschläuche entstehen bei *Mesothuria intestinalis* als Ausstülpungen am Anfange der Genitalbasis und zwar dort, wo diese in den Ausführungsgang übergeht. An gleicher Stelle mündet ein von Théel als »germinal cord« bezeichnetes Gebilde, das in der linken Wand des Ausführungsganges gelagert ist; er schildert es als eine »band-like continuation of the genitalbasis«, gleichsam als »matrix, from which not only the genital products but even the genitalbasis and its tubes originate« (28, p. 19). Die Entwicklung der Genitalschläuche geht von vorn nach hinten vor sich und zwar so, dass männliche und weibliche Schlauchgenerationen abwechseln. Wenn daher z. B. eine männliche Generation von Schläuchen sich entwickelt hat, so ist die nächste Generation weiblich, dann kommt wieder eine männliche u. s. f. Welche von den beiden Generationen zuerst auftritt, konnte Théel nicht entscheiden. An dem hinteren Ende der Genitalbasis geht eine ständige Zerstörung und Resorption der Genitalschläuche vor sich: »*Mesothuria intestinalis* appears to form a remarkable exception from the rule, in-as-much as the emptied bundles of tubes successively become destroyed and obliterated as soon as the animal has spawned.« Diese Resorption findet durch »wander-cells with spheres« statt. Außerdem spricht Théel noch von einer Eiresorption durch »wander-cells with vacuoles«. Ich vermisse aber die nähere Angabe, ob dieser Vorgang in unreifen oder in reifen weiblichen Schläuchen vor sich geht. Für *Mesothuria intestinalis* haben wir mithin als bemerkenswerthe Thatsache diejenige, dass von derselben Bildungsstätte aus wechselnde Generationen von Genitalschläuchen entstehen, die am Hinterende der Genitalbasis einer allmählichen Zerstörung anheimfallen.

Ich wende mich nun zur Beschreibung der Geschlechtsverhältnisse, wie sie sich bei *Cucumaria laevigata* vorfinden und werde zunächst eine Schilderung der Schläuche bei makroskopischer Betrachtung und ihres histologischen Aufbaues geben, um später ihre Entwicklungsgeschichte darzulegen.

Am Anfang der Geschlechtsbasis, dort wo der Ausführungsgang in die Basis eintritt, bemerkt man zu beiden Seiten derselben eine Anhäufung kleiner Schläuche, die nach dem hinteren Ende der Genitalbasis immer mehr an Größe zunehmen (Fig. 1). In den vorderen Schläuchen ist die Zunahme eine allmähliche, die hintersten Schläuche dagegen setzen sich durch eine viel beträchtlichere Länge von den vor ihnen liegenden ab. Diese großen hintersten Schläuche zeigen bei mikroskopischer Untersuchung in ihrem Inneren Samenelemente, geben sich also hierdurch als männliche Organe zu erkennen, während die vorderen kleineren Schläuche Eier enthalten, die schon von außen leicht wahrzunehmen sind, da sie durch die Schlauchwand hindurchschimmern. Diese Art Schläuche bezeichne ich vorläufig der Einfachheit halber als weibliche Schläuche, was streng genommen nicht ganz richtig ist, wie aus den nachfolgenden Beobachtungen hervorgehen wird. Um ein Beispiel des Größenunterschiedes zwischen den beiden Schlaucharten anzuführen, so waren bei einem 58 mm großen Exemplar die weiblichen Schläuche 7 mm, die männlichen 25 mm lang. Dass Genitalschläuche, in denen reife Eier ausgebildet sind, die Länge von 10 mm nicht überschreiten, zeigte ein Individuum mit Brutbeuteln, welches in einem nicht vollständig entleerten 8,5 mm langen Schlauche noch vier reife Eier enthielt. Die männlichen Schläuche erlangen dagegen bei alten Thieren (120 mm) eine Länge von 45 mm.

Bezüglich des histologischen Aufbaues der Genitalschläuche habe ich unserer jetzigen Kenntnis hierüber nichts Neues hinzuzufügen. Nach außen werden sie von einem kubischen bis plattenförmigen Wimperepithel abgegrenzt. Alsdann folgt nach innen eine Ringmuscularis, eine Bindegewebsschicht und das Keimepithel (Figg. 3, 5). Die Ringmuskelschicht ist besonders stark in den männlichen Schläuchen entwickelt. Es erstrecken sich die Muskelfasern der einzelnen Schläuche in die Bindegewebsschicht der Genitalbasis hinein, wo die Muskelfasern einen gekreuzten Verlauf annehmen, so dass man auf Querschnitten durch die Geschlechtsbasis ein Maschenwerk von Muskelfasern antrifft, die im Ausführungsgange sich in Längsreihen anordnen. Die Bindegewebsschicht der Schläuche zeigt einen lockeren Aufbau; ihre Zwischenräume dienen der Blutcirkulation.

In einem Schlauche mit deutlich ausgebildeten Eiern sieht man auf Quer- und Längsschnitten die Eizellen der Innenwand des Schlauches dicht anliegen (Fig. 2 *ez*). Die zwischen den Eiern an der Innenwand gebliebenen Lücken werden von indifferenten Zellen (*igs*) ausgefüllt, über deren Bedeutung wir bei der Entwicklung der Geschlechtsorgane näheren Aufschluss erhalten werden. Umhüllt sind die Eier von einer Follikelhaut, alsdann folgt eine Dotterhaut, die dem Eidotter direkt aufliegt.

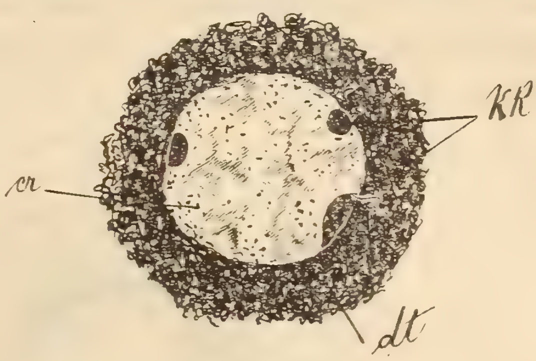


Textfig. 3.

Querschnitt durch die Randzone eines 0,4 mm großen Eies bei 790facher Vergrößerung. *dh*, Dotterhaut; *dt*, Eidotter; *fh*, Follikelhaut; *fk*, Kerne der Follikelzellen; *zr*, zona radiata; *, Stelle, an der sich der Dotter von der Dotterhaut durch Konservirungseinflüsse zurückgezogen hat.

Bei reiferen Eiern bildet sich am Dotterrande die zona radiata aus (s. Textfig. 3). In meinen Präparaten hat sich bei manchen Eiern die Dotterhaut von der Follikelhaut getrennt; man bemerkt alsdann zwischen beiden ein Netzwerk feiner Fasern, so dass ein ähnliches Bild zu Stande kommt, wie es Théel von den Eiern der *Mesothuria intestinalis* wiedergiebt. Théel (28, p. 24) beschreibt zwischen Dotterhaut und Follikelhaut »pseudopodia-like processes«, die bei dickeren Schnitten zu Häutchen »pellicles« verschmelzen und findet hierin den Ersatz für die bei *Mesothuria intestinalis* fehlende zona radiata. Was das Netzwerk bei den Eiern der *Cucumaria laevigata* betrifft, so führe ich das Zustandekommen dieses Bildes auf Konservirungseinflüsse zurück. Denn an dünnen Schnitten, behandelt mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, sieht man feine farblose Fasern von der Dotterhaut nach der Follikelhaut hinüberziehen. Bei Doppelfärbungen mit Hämatoxylin und Orange oder Eosin dagegen färben sich diese Fasern in gleicher Weise wie die Dotterhaut tiefblau, während der Dotter gelb, resp. rosa gefärbt ist. Bei dicken Schnitten ist zwischen den beiden Häuten keine Verbindung durch Fasern mehr zu sehen, sondern durch zerfetzte Hautstückchen, die der Dotterhaut anhaften. Man beobachtet an Eiern diese Erscheinung nur an den Stellen, wo sich in Folge der Konservirung der Dotter mitsammt der Dotterhaut von der Follikelhaut zurückgezogen hat, dagegen nicht an den Stellen, wo noch die Häute dicht zusammenliegen, und der Dotter allein zurückgewichen ist, wie es Textfig. 3 zur Anschauung bringt. Bei reifen, ausgestoßenen Eiern, die von der Follikelhaut befreit sind, liegen gleichfalls kleine Hautfetzen der Dottermembran an. Die zona radiata tritt nur bei größeren Eiern auf und stellt sich in Folge der Alkoholfixirung bei starker Vergrößerung als feingekörnelte Masse dar, sich hierdurch von dem grobkörnigeren Dotter scharf absetzend.

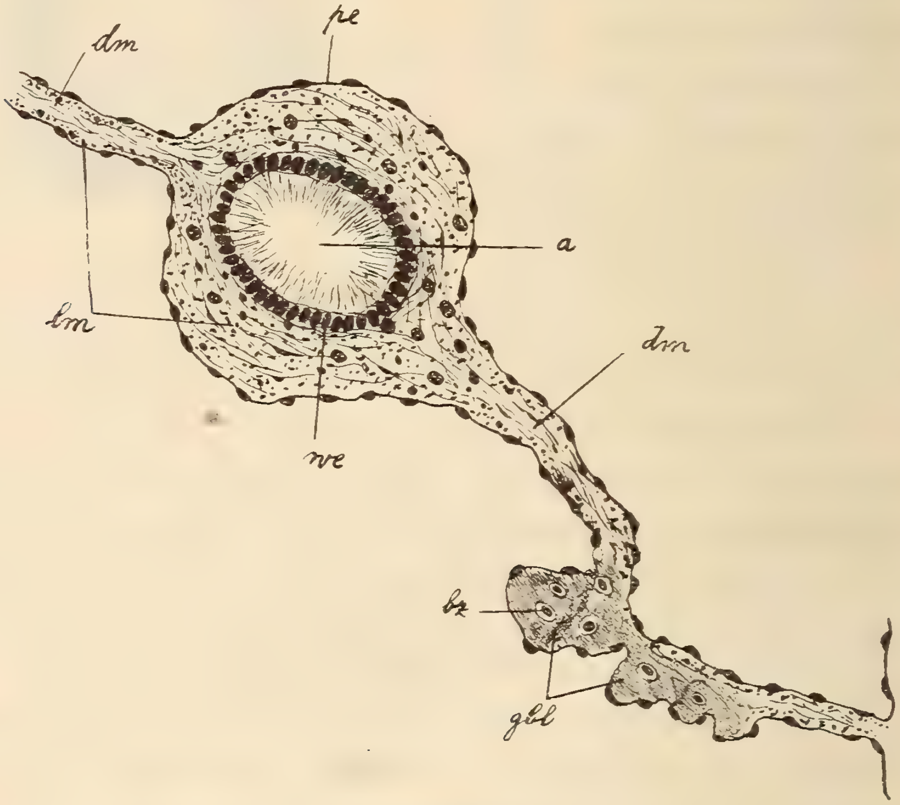
Einer anderen Erscheinung, die bei den Eikernen auftritt, habe ich noch Erwähnung zu thun. Innerhalb des Kernes, meist an seinem Rande, lagern halbkugelige bis kugelige Kernkörper, welche sich bei Anwendung oben angeführter Doppelfärbungen lebhaft gelb und roth tingiren, bei HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin dagegen tief schwarz erscheinen. Sie zeigen ein lockeres Gefüge und scheinen durch Zusammenballung von Chromatinkörnchen zu entstehen, die im Kerne zerstreut umherliegen. Es sind diese Kernkörperchen die gleichen Gebilde, die CUÉNOT (5, p. 124) bei *Cucumaria frondosa* und *Cucumaria planci* als »taches germinatives hémispheriques« beschreibt.



Textfig. 4.
Eikern einer 0,4 mm großen Eizelle. *kk*, halbkugelige bis kugelige Kernkörper; *cr*, Chromatinkörnchen; *dt*, Eidotter. HEIDENHAIN'sche Färbung. Vergr. 790.

In den Schläuchen, in welchen sich die Samenelemente entwickeln, bildet das Bindegewebe Längsfalten, wodurch für das männliche Keimepithel eine größere Bildungsfläche hergestellt wird. Das Keimepithel ist nicht einschichtig, sondern es liegen Zelllagen mit verschiedenen Entwicklungsstadien über einander (Fig. 3). Zu unterst befinden sich die Spermatogonien, welche eine Kerngröße von 5,6 μ besitzen. Durch Zweitheilung entstehen aus ihnen die Spermatocyten, welche etwas kleiner, nämlich 4,0 μ groß sind. Sie unterscheiden sich von den Spermatogonien durch ihre lebhaftere Färbung; ihr Kern zerfällt in fünf bis sieben Theilstücke, welche die Spermatiden darstellen, aus denen durch Umgestaltung die Spermatozoën entstehen. Ob die Theilungen direkt geschehen oder nicht, kann ich nicht entscheiden. Die Größe eines reifen Spermatozoïds beträgt 12,6 μ, wovon auf den Kopf 2,3 μ entfallen; sie nehmen die äußerste Grenze der Längsfalten ein und erfüllen bei einem vollständig reifen Schlauche das Lumen desselben vollständig.

Beiderlei Geschlechtsprodukte werden von den Schläuchen zunächst in das Lumen der Geschlechtsbasis und von hier durch den Ausführungsgang nach außen entleert. Dieser endet auf der Mundscheibe in Form einer Papille, der Genitalpapille, und zwar zwischen den Fußpunkten der beiden Tentakel, die über dem mittleren dorsalen Interradius stehen. Der Genitalgang (Textfig. 5) zeigt dieselben histologischen Elemente wie das Mesenterium, in welchem er liegt, dessen äußeres Epithel sich auf den Ausführungsgang fortsetzt. Alsdann kommt eine Bindegewebsschicht, welche von zahlreichen längsverlaufenden Muskelfasern durchsetzt ist. Das Lumen des Ganges wird von einem wimpernden Epithel ausgekleidet, das sich aus hohen cylindrischen Zellen zusammensetzt. Zwischen dem Ausführungsgang und dem Darme liegt auf der linken Seite des Mesenteriums das Genitalblutgefäß, welches sich vom dorsalen Darmblutgefäß abzweigt. Das Blutgefäß besitzt hier keine eigene innere Wandung, sondern es bildet einen Sinus in dem Bindegewebe des Mesenteriums. Leicht erkenntlich macht sich das Blutplasma durch seine intensivere Farbstoffimprägnirung, wodurch es auf allen Präparaten sofort erkenntlich ist. In dem Blute befinden sich Plasmazellen, die sog. Blutzellen, welche amöboid beweglich sind. Sie besitzen einen ovalen bis runden Kern, der von einem hellen Plasmahofe umgeben wird. Das Plasma der Blutzellen färbt sich im Gegensatze zu dem des Blutes nicht. An dem Beginne der Geschlechtsbasis geht die Blutflüssigkeit in das Bindegewebe derselben hinein, von wo aus sie sich in die einzelnen Genitalschläuche vertheilt.

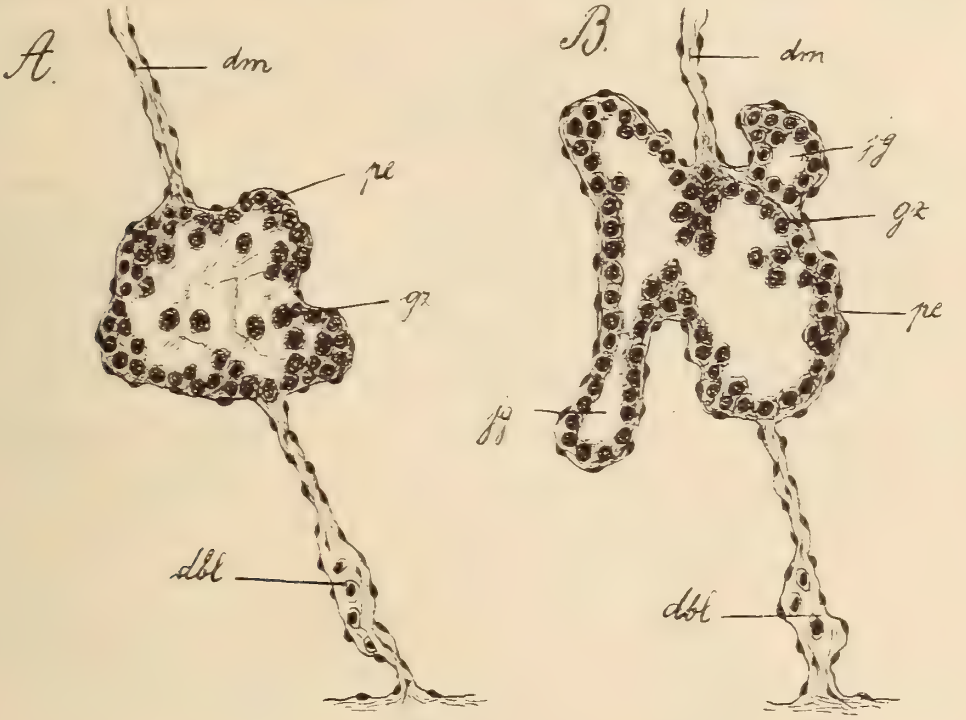


Textfig. 5.

Dorsales Mesenterium mit Ausführungsgang im Querschnitt. Vergr. 390. *a*, Ausführungsgang, ausgekleidet von dem Wimperepithel *we*; *bz*, Blutzellen; *dm*, dorsales Mesenterium; *gbl*, Genitalblutgefäß; *lm*, Längsmuskelfasern; *pe*, Peritonealepithel.

Entwicklung der Genitalschläuche. Nach Erledigung der histologischen Einzelheiten wende ich mich nun zu der Frage nach der Entwicklung der Genitalschläuche.

Die jüngsten Individuen, welche ich untersuchte, waren schon über das erste Stadium der Anlage der Geschlechtsorgane, wie es Russo (21) für *Holothuria polii* festgestellt hat, hinaus. Bei einem 3,5 mm langen Thiere sind im Mesenterium bereits Ausbuchtungen zu erkennen, die durch die starke Vermehrung der Geschlechtszellen verursacht worden sind. Die Keimzellen, deren Kerne 5,6 μ groß sind, ordnen sich schon zu einem inneren Epithel an (s. Textfig. 6 *A*).



Textfig. 6.

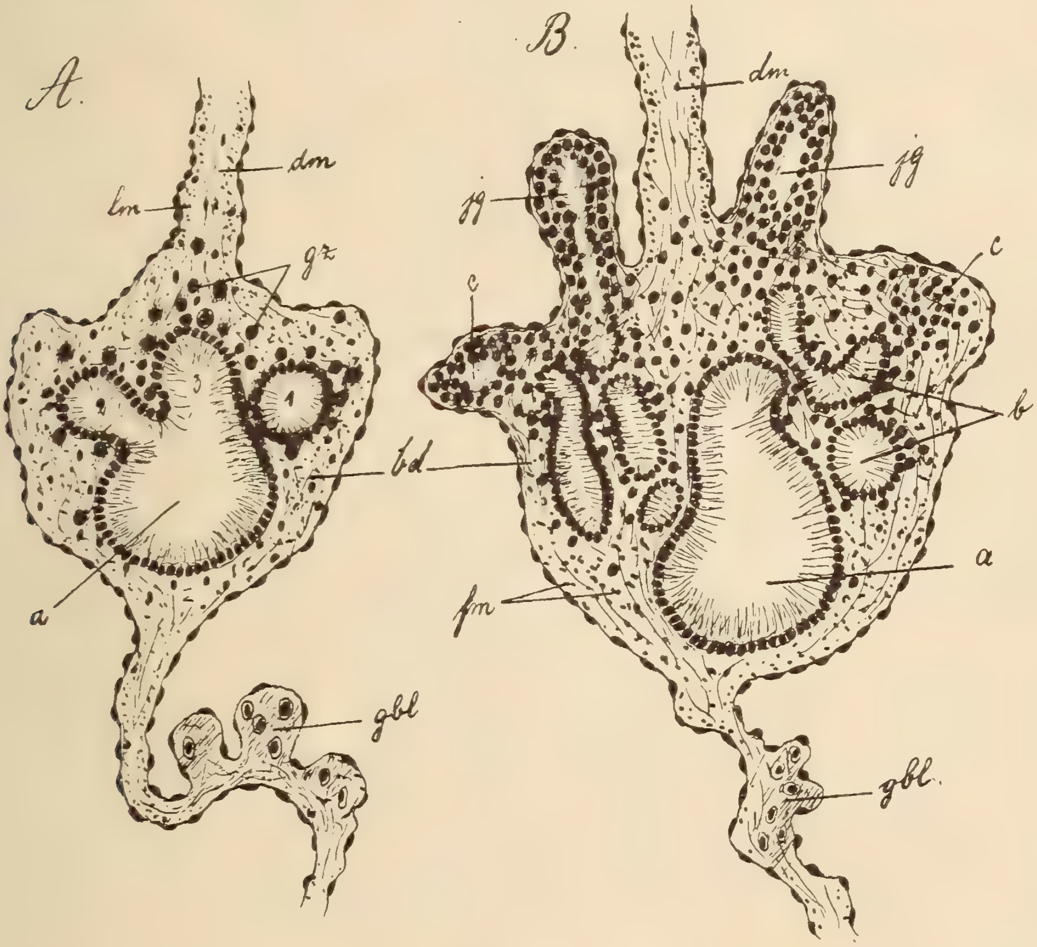
A, Querschnitt durch das dorsale Mesenterium eines 3,5 mm großen Exemplars von *Cucumaria laevigata*, die Anlage der Geschlechtsorgane zeigend; *B*, ein etwas älteres Stadium; *dbl*, dorsales Magengefäß; *dm*, dorsales Mesenterium; *gz*, Geschlechtszellen; *jg*, junge Genitalschläuche; *pe*, Peritonealepithel. Vergr. 390.

Mit wachsender Größe des Thieres werden die Ausbuchtungen immer zahlreicher und größer, so dass man bei einem 9 mm großen Stadium schon deutlich kleine Schläuche erkennen kann (s. Textfig. 6 *B*). Das Genitalblutgefäß ist als solches nicht wahrzunehmen; es besteht hier noch ein unmittelbarer Zusammenhang mit dem dorsalen Darmgefäß vermittels der Bindegewebslücken im Mesenterium. Von dem Ausführungsgange ist noch nichts zu bemerken.

Thiere von 20 mm Körperlänge (Fig. 9) lassen schon bei makroskopischer Untersuchung die Genitalbasis mit daransitzenden kleinen Schläuchen erkennen. Die hintersten Schläuche messen 1,5 mm. Der Ausführungsgang ist bereits vorhanden, sowie die Abzweigung des Genitalblutgefäßes vom dorsalen Magengefäß sichtbar. Was die Entstehung des Ausführungsganges anlangt, so kann ich darüber keinen Aufschluss geben, da mir die entsprechenden Zwischenstadien, nämlich Thiere in der Größe von 9 mm bis 20 mm fehlten. Für die Entstehung wären folgende Möglichkeiten in Betracht zu ziehen: Entweder es entsteht der Gang durch eine Ausbuchtung des Mesenteriums von der Genitalbasis aus, oder durch Schizocölbildung im Mesenterium, was ich für das Wahrscheinlichere halte, doch müssen spätere, darauf gerichtete Untersuchungen näheren Aufschluss ertheilen.

An der Einmündungsstelle des Ausführungsganges in die Geschlechtsbasis sieht man auf Querschnitten eine große Anzahl kleiner Kanäle, die in das Innere von kleinen Ausstülpungen und Schläuchen führen. Nach hinten zu setzen sich immer größer werdende Schläuche an; die hintersten sind, als die zuerst angelegten, die ältesten. Da man bei allen Individuen an gleicher Stelle der Genitalbasis das gleiche Bild trifft, nämlich eine seitliche Hervorsprossung von Schläuchen aus Kanälen, und diese Schläuche später Geschlechtsprodukte entwickeln, so geht eben an dieser Stelle die Neubildung der Genitalschläuche vor sich, wesshalb ich fortan diesen vorderen Theil der Gonadenbasis als Knospungszone bezeichnen werde. An keiner anderen Stelle trifft man weitere derartige Neubildungszonen an (Fig. 1 *Kz*). Diese Knospungszone kommt auf folgende Art zu Stande: Verfolgt man Querschnittsserien durch den Ausführungsgang von vorn nach hinten, so sieht man zunächst in den vorderen Schnitten ein Bild, wie es Textfig. 5 wiedergiebt. Ein bis zwei Millimeter vor der Einmündung des Ganges in die Geschlechtsbasis faltet sich das Innenepithel des Kanals, und zwar die nach der Körperwand zu gelegene Hälfte. Etwas weiter nach hinten schnüren sich die Falten vollständig ab, so dass man dann neben dem Hauptkanale kleinere Seitenkanäle liegen sieht, die ihrerseits wieder Nebenkanäle abgeben (s. Textfig. 7 *A* u. *B*). Wir haben also hier mit anderen Worten eine reichliche Seitenverzweigung des Ausführungsganges vor uns, eine Verzweigung, die man im botanischen Sinne als monopodial bezeichnen würde.

Das Epithel der Seitenkanäle ist gleich dem des Hauptkanals bewimpert. Die Geschlechtszellen sind bei meinen Exemplaren nicht in einem besonderen Kanale gelagert, wie es Théel für *Mesothuria intestinalis* angiebt, sondern sie liegen in dem Bindegewebe der Knospungszone und zwar besonders zahlreich hinter dem Epithel der Seitenkanäle. Durch ihre starke Vermehrung scheinen sie die erste Ursache zur Austreibung der kleinen Kanäle aus der Genitalbasis heraus zu sein und bewirken hierdurch die Bildung der jungen Keimschläuche. Solche junge, eben ausgestülpte Genitalschläuche sind in *B* der Textfig. 7 im Längsschnitt getroffen worden; der linke Schlauch zeigt noch seine Verbindung mit einem Seitenkanale. Beim Größerwerden der Keimschläuche scheint das mitausgestülpte innere Wimperepithel im Wachsthum zurückzubleiben, an seinem Grunde aus einander zu weichen und den Keimzellen Platz zu machen, welche an seine Stelle rücken. Hieraus ließe sich auch erklären, dass die Gonaden an ihrer Anheftungsstelle innen bewimpert sind, oder mit anderen Worten, dass das Wimperepithel der Genitalbasis noch ein kleines Stück in die Schläuche hineinragt (Fig. 2 *we*). Eine solche Deutung lässt der Befund meiner Präparate zu, doch ist das Material



Textfig. 7.

A zeigt einen Querschnitt durch den vorderen Theil der Knospungszone. Vom Hauptkanale *a* ist Kanal *1* bereits vollständig abgeschnürt, während *2* und *3* im Begriffe sind, sich abzutrennen. *B* stellt einen etwas weiter nach hinten gelegenen Schnitt dar; vom Hauptkanale *a* sind die Seitenkanäle *b* getrennt, *c* bedeutet den Querschnitt tiefer gelegener Genitalschläuche. Sonstige Bezeichnungen: *bd*, Bindegewebe, von zahlreichen Muskelfasern *fm* durchzogen; *dm*, dorsales Mesenterium; *gbl*, Genitalblutgefäß; *gz*, Geschlechtszellen; *jg*, junge, sich gerade ausstülpende Genitalschläuche; *lm*, Längsmuskelfasern. Vergr. 390.

nicht geeignet genug konservirt, um mir volle Sicherheit zu gewähren.

Was den Inhalt der größeren Schläuche des 20 mm langen Individuums betrifft, so enthalten diese sämmtlich junge Eizellen, deren Größe entsprechend der Schlauchlänge von 20 μ bis 76 μ schwankt. Auch in den allerjüngsten Schläuchen liegen in dem Keimepithel größere Zellen mit 8 μ bis 18,7 μ großen Kernen, deren Beschaffenheit anzeigt, dass auch hier die Ausbildung weiblicher Elemente vor sich geht (Fig. 4). Die Umbildung der jungen Eier zu reifen ist des Genaueren von Hamann (8, p. 87) für *Holothuria tubulosa* angegeben worden; ich brauche desshalb hierauf nicht weiter einzugehen. Alle untersuchten Thiere, die jungen wie die alten Stadien, zeigen nun, dass alle aus der Knospungszone entstehenden Genitalschläuche zunächst die weiblichen Elemente anlegen. Niemals waren zwischen diesen Schläuchen junge männliche zu beobachten oder gar ein vollständiger Wechsel zwischen den beiden Generationen zu bemerken. Es erhebt sich daher die Frage nach der Bildung der männlichen Schläuche. Um gleich die aufgeworfene Frage zu beantworten und das Resultat der nachfolgenden Untersuchungen an die Spitze zu stellen, so fand sich, dass die männlichen Schläuche aus den weiblichen durch einen Umbildungsprocess hervorgehen, der auf einer Zerstörung der angelegten weiblichen Elemente durch Phagocyten beruht. In beistehender Tabelle sind die untersuchten Exemplare, welche über Obiges Aufschluss gaben, nach ihrer Größe zusammengestellt, wobei viele Zwischenstadien, die gleiche Verhältnisse wie vorhergehende oder nachfolgende Stadien sie aufwiesen, der Übersicht

Thiergröße in mm	Inhalt der vorderen Schläuche	Inhalt der hinteren Schläuche	Reifezustand
3,5—9,0	—	—	—
20,5	♀	♀	—
25,0	♀	♂	♂
30,0	♀	♂	♂
34,0	♀	♂	—
38,0	♀	♂	♂
45,0	♀	♂	♂
50,0—55,0	♀	♀	♀
63,0	♀	♂	♂
70,0	♀	♂	♂
75,0	♀	♀	♀
85.0	♀	♂	♂
90,0	♀	♂	♂
100,0	♀	♂	♂

halber weggelassen worden sind. Die erste Kolonne giebt die Größe des Thieres an; die zweite dient zur Bezeichnung des Inhaltes derjenigen Genitalschläuche, welche direkt unter der Knospungszone liegen, ob nämlich in ihnen Ei- oder Samenbildung zu erkennen ist, die dritte dient zur Inhaltserklärung der hintersten Schläuche und die vierte zur Bezeichnung des Reifezustandes, auf dem die Thiere sich gerade befanden, d. h. ob sie Eier oder Samenfäden in dem Ausführungsgange enthielten. Außerdem sind die wichtigsten Stadien dieser Tabelle in Figg. 8—15 schematisch wiedergegeben, woraus auch die Art und Weise der Entwicklung ersichtlich ist.

Die erste Ausbildung männlicher Schläuche trifft man hiernach bei einem 25 mm langen Thiere (Fig. 10 und Tab.). Es weist in dem vorderen Theile der Geschlechtsbasis dieselben Verhältnisse auf wie das zuletzt beschriebene Exemplar (Fig. 9). In der hintersten Region dagegen ist jederseits je ein männlicher Schlauch vorhanden, die beide schon reife Samenelemente ausgebildet haben. Im Vergleich zu den vor ihnen liegenden weiblichen Schläuchen sind sie dreimal so groß. Neben diesen männlichen Gonaden trifft man jederseits noch einen besonderen Schlauch an, der an Länge den männlichen gleich kommt, wovon der eine aber zwei, der andere noch drei Eizellen enthält. Diese Eizellen liegen nicht dicht zusammen, wie es in den weiblichen Schläuchen üblich ist, sondern sie sind durch reichlich sich vermehrende Epithelzellen getrennt, die sich in Längsfalten anordnen. Hand in Hand mit der großen Vermehrung der 5,6 μ messenden Keimzellen geht eine in dem Bindegewebe zu beobachtende stärkere Blutzufuhr (s. Fig. 5). Man findet diese Schlauchgebilde fast bei allen Individuen und zwar stets vor den männlichen Organen; die Eizellen, welche sie enthalten, sind etwas größer wie die aus den vor ihnen liegenden weiblichen Schläuchen. In diesen eben geschilderten Organen haben wir das Übergangsstadium zu samenproducirenden Schläuchen vor uns. Wie dieser Übergang stattfindet, zeigt ein Exemplar von 45 mm Körperlänge. Hier trifft man in den ältesten weiblichen Gonaden unter ganz normal aussehenden Eizellen (Durchmesser 0,135 mm) einige in Verfall begriffene Eier an, die durch die Thätigkeit von Fresszellen oder Phagocyten, auf welche ich weiter unten genauer eingehen werde, zerstört worden sind. Ferner kommen auf der rechten Seite der Geschlechtsbasis zwei Schläuche von oben geschildertem Aussehen vor (Fig. 5); sie enthalten außer dem gefalteten Innenepithel noch einige wenige Eizellen, von denen eine ebenfalls einer Zerstörung durch Phagocyten unterliegt (Fig. 6).

Auf der linken Seite der Genitalbasis sind zwei gleiche Schläuche, jedoch ohne Eizellen; das Innenepithel ist in starker Vermehrung begriffen, dagegen noch keine Spermatozoenbildung bemerkbar, was wohl der Fall bei einigen anderen Exemplaren war. Diese Befunde lehren, dass zuerst in den Schläuchen eine Entwicklung von Eizellen stattfindet, nachher aber die angelegten Produkte zwecks Bildung männlicher Fortpflanzungszellen wieder aufgelöst, zerstört werden. Diese Zerstörung erstreckt sich nicht sofort auf alle Eizellen, sondern geht nach und nach vor sich. Doch scheint sie sich sehr rasch zu vollziehen, weil sie nur bei einigen Exemplaren zur Beobachtung gelangte.

Bei Beschreibung der weiblichen Genitalschläuche wurde zwischen den Eizellen eine indifferente Zellenmasse erwähnt (Fig. 2 *we*). Diese Masse ist es auch, welche sich nach Entfernung der Eizellen reichlich vermehrt und den hinterlassenen Raum ausfüllt, hierdurch eine Dehnung und ein Wachsthum des Genitalschlauches bewirkend. Sie bildet den Boden für die Entwicklung der männlichen Elemente; eine neue Einwanderung von Geschlechtszellen findet nicht statt. Die Ursamenzellen werden schon bei der Bildung des Schlauches von dem übrigen Keimepithel als indifferente Keimzellen aufgespart, die wir zwischen den Eizellen wiederfinden, und die nach Entfernung der Eier zur Samenbereitung schreiten. Wir haben es also in Wirklichkeit eigentlich nicht mit weiblichen Schläuchen, sondern mit Zwitterschläuchen zu thun, die aus der Knospungszone hervorsprossen. Es sei an dieser Stelle bemerkt, dass Schläuche, in denen es einmal zur Samenausbildung gekommen ist, diese Fähigkeit beibehalten und keine Eizellen mehr entwickeln. Derartige Schläuche tragen desshalb einen rein männlichen Charakter.

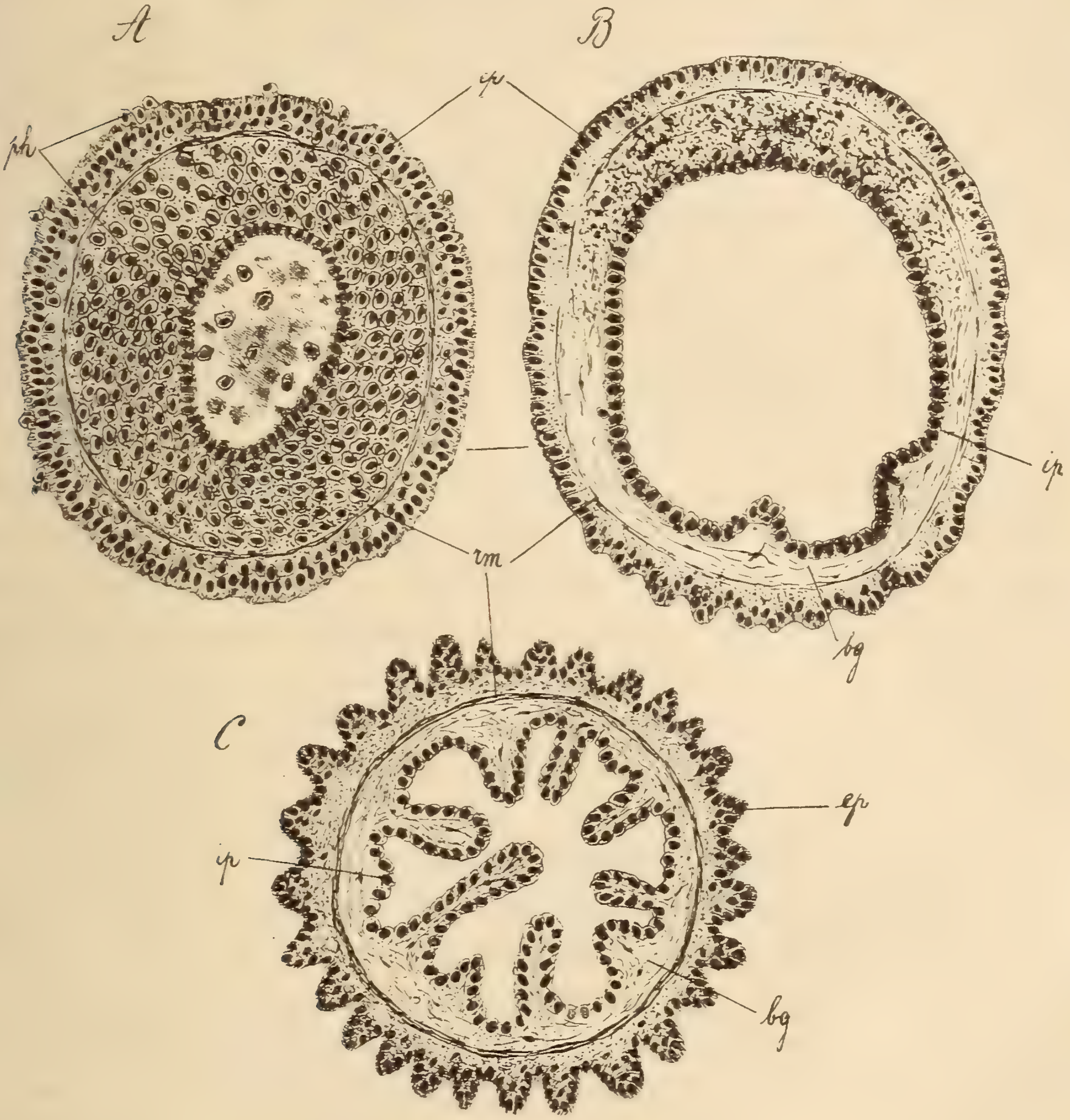
Mitunter kann die Samenproduktion in den Zwitterschläuchen schon dann vor sich gehen, wenn noch nicht alle Eier entfernt sind, was bei einem Exemplar zu beobachten war, wo sich in einem solchen Schlauche Spermatozoïden entwickelt haben, trotzdem noch zwei Eizellen anwesend sind (Fig. 15); doch ist dieses Vorkommen als ein Ausnahmefall zu betrachten. Die Anzahl der männlichen Organe nimmt mit der Länge des Thieres zu; so hatte das in der Tabelle mit 45 mm angegebene Individuum jederseits acht hiervon ausgebildet. Die bis dahin untersuchten Thiere befinden sich, wie aus Kolonne 4 ersichtlich, auf dem männlichen Reifezustand; bei diesen Thieren ist es noch nicht zu einer Eireife gekommen. Den weiblichen Reifezustand erkennt man nämlich bei *Cucumaria laevigata* schon äußerlich durch die Ausbildung der Brutbeutel, in welchen die befruchteten Eier ihre ersten Entwicklungsstadien durchmachen. Die kleinsten Thiere mit Bruttaschen besaßen eine Länge von 42 mm bis 47 mm, waren jedoch so stark kontrahirt, dass ich sie in der Tabelle im Vergleich zu den anderen Exemplaren mit 50 mm resp. 55 mm angegeben habe. Auch diese Individuen zeigen, dass die aus der Knospungszone entstehenden Zwitterschläuche erst die weiblichen Elemente anlegen. Nach hinten nehmen die Gonaden an Größe zu. Am Grunde der Genitalbasis sitzen jederseits neun Schläuche, die ihren Inhalt an reifen Eiern schon entleert haben; in einigen sind noch reife Eier vorhanden (Figg. 12—14). Männliche Schläuche fehlen dagegen vollständig; an ihrer Stelle war auf beiden Seiten der Geschlechtsbasis eine Ansammlung zerstörter, von Phagocyten aufgenommenen Gewebstheile zu sehen. Es werden mithin zur Zeit der Eireifung sämmtliche männlichen Schläuche entfernt, was wohl einer Selbstbefruchtung vorbeugen soll. Auch die Übergangsstadien zu den männlichen Organen fehlen vollständig.

Ein eigenthümliches Bild bieten die hinteren Schläuche, da sie nicht nach der Eiablage resorbirt, sondern zu männlichen Gonaden umgebildet werden. Sie verhalten sich also gerade wie diejenigen Zwitterschläuche, in denen die Eier nicht völlig ausreifen und frühzeitig schon entfernt werden. Wie vorhin erwähnt, sind in einigen Schläuchen reife Eier zurückgeblieben. Es sind dies nicht zur Ausstoßung gelangte Eier, welche aber nicht noch nachträglich abgelegt werden, sondern von massenhaft im Schlauch auftretenden Phagocyten zerstört werden. In einzelnen Schläuchen beginnt gerade die Thätigkeit der Fresszellen (Fig. 16), in anderen sieht man noch einige Dotterüberreste. Wieder andere zeigen, dass die Aufzehrung schon vollständig beendet ist; die mit Dottermaterial beladenen Phagocyten liegen hier in Reihen geordnet hinter dem Innenepithel. Es scheint, dass in jedem Schlauch ein solcher Vertilgungsprocess zurückgebliebener Eier vor sich geht, da man Anzeichen dieses Vorganges in allen Schläuchen vorfindet. Einer gleichen Zerstörung fallen auch die von den Eiern zurückgelassenen Follikelhäute anheim. Die Phagocyten (Fig. 7) besitzen einen 7,2 μ großen ovalen bis rundlichen Kern, umgeben von einem fein granulirten Plasmahof; sie bewegen sich amöboid vorwärts. Ihre Vermehrung geschieht durch direkte Theilung, indem sich ihr Kern biskuitförmig einschnürt (Fig. 7 c). Außer diesen Plasmazellen trifft man mitunter Fresszellen mit nur 3,6 μ großen Kernen an, die in einem großen Plasmaleibe lagern, aber wahrscheinlich nur als Theilungsstadien der ersteren Zellart aufzufassen sind, da die Größe ihres Kernes mit den Kerntheilungsstücken derselben identisch ist (Fig. 7*b*).

So weit ich es an meinem Materiale feststellen konnte, geschieht die Einwanderung der Phagocyten von der Leibeshöhle aus in die Genitalschläuche hinein (Fig. 16). Sie durchbrechen das äußere Epithel, die Muskelschicht, das innere Epithel und begeben sich an das Aufzehren zurückgebliebener Eier und Follikelhäute. Mit Material beladen ziehen sie sich hinter das innere Epithel des Schlauches zurück, wo sie sich ihrer Stoffe entledigen und wieder nach außen zu wandern scheinen. Ob dieses wirklich der Fall ist, oder ob die Zellen in das Blutsystem eintreten, wofür ebenfalls Anzeichen vorhanden sind, weil man im Genitalblutgefäß neben den bekannten Blutzellen mit Dotter beladene Phagocyten vorfindet, kann ich mit Sicherheit nicht feststellen; hierzu wären Experimente an lebendem Material erforderlich.

Wie sich die Umbildung der Schläuche zu männlichen Organen vollzieht, konnte ich an einem anderen Exemplare, das Eier in den Brutbeuteln enthielt, beobachten, da hier der Process des Aufzehrens schon vollständig beendet war. Wie diese Umwandlung geschieht, veranschaulicht Textfigur 8. Die erste Figur stellt einen Querschnitt durch einen Schlauch dar, wo die mit Dotterbestandtheilen vollgepfropften Phagocyten in mehreren Reihen hinter dem Innenepithel lagern. In *B* sieht man an ihrer Stelle auf der einen Schlauchhälfte eine fein granulirte Masse von gleichem Aussehen, wie der von den Plasmazellen aufgenommene Dotter sie besitzt — die meisten Phagocyten sind verschwunden, einige liegen noch zwischen den Zellen des Innenepithels — während in der anderen Hälfte des Schlauches ein anscheinend plasmafreier, jede Tinktion verweigernder Raum vorhanden ist, der von Bindegewebszellen durchzogen wird. Dieser Raum wird wohl dadurch zu Stande gekommen sein, dass die von den Phagocyten in den Schläuchen umgesetzten Dottermassen in das Blutsystem aufgenommen worden sind, weil sich bei diesem Exemplare in dem Genitalgefäß neben dem ziemlich homogen aussehenden Blutplasma Ansammlungen gelöster Dotterelemente vorfinden. Mit dem Verschwinden des überflüssigen Materials beginnt auch eine starke Kontraktion der Schläuche, die durch vorangegangene Processe sehr gedehnt wurden. Bei diesem Vorgang nähert sich die Ringmuskelschicht dem inneren Epithel, wobei das äußere Epithel mitgezogen und in Falten gelegt wird, wie dies in *B* und *C* der Textfigur zu sehen ist. Hiermit geht auch zugleich eine Faltung des

Innenepithels Hand in Hand, und zwar verläuft die Kontraktion und Faltenbildung von dem Hinterende des Schlauches nach vorn, so dass bei demselben Schlauche das Hinterende bereits das Aussehen von *C* aufweist, während das Vorderende noch stark erweitert ist und sich auf dem Stadium *B* befindet.



Textfig. 8.

Querschnitte durch Zwitterschläuche, die Umbildung zu männlichen Schläuchen zeigend. Erklärung der Figuren im Text. *bg*, Bindegewebe; *ep*, äußeres Epithel; *ip*, inneres Epithel; *ph*, Phagocyten; *rm*. Ringmuskelfasern. Vergr. 200.

Außer diesen hintersten, zu männlichen Fortpflanzungsorganen sich umbildenden Schläuchen trifft man auch in einigen vorderen Gonaden die Anfänge eines gleichen Vorganges, indem bereits unreife Eier von Phagocyten zerstört werden. Dieses Individuum wird also zu einer etwas späteren Zeit genau dieselben Verhältnisse wieder aufweisen, wie wir sie im Allgemeinen vorgefunden haben: in den vorderen Zwitterschläuchen Eibildung, in weiter dahinter gelegenen Zerstörung der angelegten Eier und Umbildung zu männlichen Organen, während die hinterste Region der Genitalbasis von rein männlichen Schläuchen eingenommen wird.

Eines tritt nun aber bei allen weiter untersuchten Exemplaren noch hinzu, was diese speciell von den jüngeren Stadien, welche eine Eireifung noch nicht überstanden haben, unterscheidet, nämlich eine Resorption der ältesten männlichen Schläuche, womit auch eine solche der Genitalbasis verbunden ist (Fig. 15). Diese Resorption geht von dem Hinterende des Schlauches aus und schreitet immer weiter vorwärts, was ein allmähliches Verschwinden des Organs zur Folge hat. Die Phagocyten, die hier in Thätigkeit treten, gehören zu den großkernigen Formen. In Resorption begriffene männliche Schläuche, oder Spuren derselben, trifft man jedoch nur immer in geringer Anzahl, meist zwei bis drei auf jeder Seite der Geschlechtsbasis. Mit diesem Befunde an *Cucumaria laevigata*, sowie demjenigen an *Mesothuria intestinalis* wird die Allgemeingültigkeit des Satzes, dass die Geschlechtsorgane der Holothurien während der ganzen Dauer ihres Lebens erhalten bleiben und funktioniren, beseitigt. Weitere Untersuchungen an anderen Arten müssen darthun, ob auch hier eine Resorption der ältesten Genitalschläuche vorhanden ist.

Was die Zahl der ausgebildeten männlichen Organe anlangt, so schwankt diese bei größeren Individuen von 55 mm bis 80 mm Körperlänge zwischen zehn und achtzehn jederseits. Das größte Exemplar mit Brutbeutel [75 mm] stimmt in seinen Verhältnissen mit denen der kleineren Thiere überein. Wie die Verhältnisse bei ganz alten Thieren liegen, kann ich nicht genau angeben. Wohl stand mir ein 120 mm großes Exemplar zur Verfügung, doch waren durch zu langes Aufbewahren in Alkohol die Geschlechtsschläuche schon zu stark macerirt. Die Genitaldrüse war hier zu enormer Entfaltung gekommen. Außer kleinen Schläuchen in der Gegend der Knospungszone waren jederseits an hundert 45 mm lange Schläuche vorhanden, die, nach ihrer Länge zu urtheilen, als männliche Schläuche anzusehen wären, über deren Inhalt ich jedoch aus oben angeführtem Grunde nichts Bestimmtes mitzutheilen vermag.

Am Schlusse der Untersuchungen angelangt, ergiebt sich aus der Zusammenfassung derselben für die zwittrige *Cucumaria laevigata* bezüglich der Geschlechtsorgane folgender Entwicklungsgang:

1) Die Genitalschläuche entstehen als Ausstülpungen aus einer

Knospungszone, die den oberen Theil der Geschlechtsbasis einnimmt und aus vielen vom Hauptkanale abgeschnürten Kanälen besteht.

2) Alle aus der Knospungszone entstandenen Schläuche sind Zwitterschläuche. Diese legen sowohl bei jungen wie bei alten Thieren aus einem Theile der Geschlechtszellen zuerst die weiblichen Elemente an, ein zweiter Theil wird für die Follikelbildung verbraucht, während ein dritter Theil in seinem ursprünglichen Zustand verharrt und später zur Samenbildung verwendet wird.

3) An dem hintersten Theil der Geschlechtsbasis kommt es zur Ausbildung rein männlicher Organe, die aus den Zwitterschläuchen durch einen eigenartigen Umbildungsprocess entstehen, indem in diesen durch Thätigkeit von Phagocyten die angelegten weiblichen Elemente beseitigt werden. An deren Stelle treten die Samenbildungszellen, die aus einer reichlichen Vermehrung der im Zwitterschlauche anwesenden indifferenten Geschlechtszellen hervorgehen.

4) Von den Geschlechtsprodukten werden zuerst die männlichen Elemente vollständig ausgebildet; die Thiere funktioniren die erste Zeit ihres Lebens als männliche Individuen.

5) Die Entwicklung reifer Eier findet erst bei größeren Thieren statt, indem der Eireifung eine Zerstörung der bis dahin ausgebildeten männlichen Schläuche vorangeht. Sind die Eier aus den Schläuchen entfernt — wobei immer ein bis mehrere Eier zurückzubleiben scheinen, die nachher von Phagocyten beseitigt werden — so bilden sich diese zu rein männlichen Gonaden um.

6) Von der ersten Eiablage an beobachtet man ein fortwährendes Resorbiren der ältesten männlichen Schläuche, mit der auch eine Resorption der hinteren Genitalbasis Hand in Hand geht.

7) Ei- wie Schlauchresorption wird von Phagocyten ausgeführt, die alle gleiches Aussehen besitzen; es sind großkernige Plasmazellen. Die weniger häufig auftretenden kleinkernigen Plagocyten sind wahrscheinlich Theilungsstadien der großkernigen.

Wie findet nun dieser eigenthümliche Entwicklungsgang seine hinreichende Erklärung? Wir sehen hier aus einer Knospungszone junge Geschlechtsschläuche sich entwickeln, die nach ihrem späteren Verhalten einen zwittrigen Charakter an den Tag legen. Vorerst kommt jedoch diese Eigenschaft nicht voll zur Geltung, indem der weibliche Theil wohl angelegt, aber später, zwecks Bildung männlicher Elemente, wieder unterdrückt wird. Ist es dann in einem Schlauche zur Bildung der männlichen Fortpflanzungsprodukte gekommen, so behält dieser Schlauch fortan diese Eigenschaft der Samenproduktion bei, verliert also hierdurch seinen ursprünglich zwittrigen Charakter. Auch nach der ersten Eiablage büßen die Schläuche, in welchen die Eier heranreiften, ihren zwittrigen Charakter ein und funktioniren später eine Zeit lang als rein männliche Organe. In diesem eigenthümlichen Verhalten der Geschlechtsorgane bei *Cucumaria laevigata* können wir vielleicht ein Übergangsstadium von einer zwittrigen Form zu einer getrenntgeschlechtlichen sehen.

Bei den zwittrigen Synaptiden nämlich entwickeln sich in zwittrigen Schläuchen abwechselnd die männlichen und weiblichen Elemente, so dass man z. B. in einem reifen männlichen Schlauche im Inneren Spermatozoën und junge Eizellen bemerkt. Bei *Cucumaria laevigata* ist dieses Verhalten nicht mehr vollständig innegehalten worden. Wohl sind hier die entstehenden Schläuche zwitterig, verlieren aber mit der Zeit diesen Charakter und werden zuletzt zu Schläuchen, die nur noch ein Geschlechtselement produciren. Eine weitere Ausbildung dieses Verhaltens, wo auch in den jungen Gonaden nur das eine oder andere Element ausschließlich zur Entwicklung gelangt, führt zu getrenntgeschlechtlichen Individuen hinüber. Hiermit steht auch die phylogenetische Entwicklung, welche LUDWIG (16) für den Holothurienstamm aufgestellt hat, im Einklang. Der Befund an *Cucumaria laevigata* könnte als ein weiteres Beweisglied für die Richtigkeit der LUDWIG'schen Ansicht gelten. Es gehören hiernach die Synaptiden zu dem Dendrochirotenstamme und haben sich von diesem am frühesten abgezweigt. Sie werden mithin auch die ursprünglicheren Verhältnisse bezüglich der Geschlechtsorgane bewahrt haben, während es unter den Molpadiiden und Dendrochiroten zu einer vollständigen Trennung der Geschlechter gekommen ist. Diese Trennung ist bei *Cucumaria laevigata* nicht ganz durchgeführt; Anklänge an die bei den Synaptiden vorkommenden Verhältnisse sind bei einem Exemplare noch zu finden gewesen, wo ein Zwitterschlauch mit reifen Samenelementen und jungen Eizellen vorhanden war (Fig. 15). Dass mit zunehmendem Alter die Thiere immer mehr dazu neigen den zwittrigen Charakter abzulegen und speciell männlich zu werden, scheint mir, nach dem Aussehen des größten Exemplares zu urtheilen, sehr wahrscheinlich zu sein. Es würde also diese Neigung im Laufe der Zeit dahin führen, dass auch *Cucumaria laevigata* zu den getrenntgeschlechtlichen Holothurien zu zählen wäre.

An dieser Stelle habe ich mich noch einer angenehmen Pflicht zu entledigen, nämlich Herrn Geheimrath Prof. Dr. LUDWIG für die freundliche Unterstützung, welche er meiner Arbeit hat angedeihen lassen, zu danken. Ferner bin ich Herrn Prof. Dr. VOIGT und Gräfin Dr. MARIA V. LINDEN für ihr mir gezolltes Interesse ebenfalls zu herzlichem Danke verbunden.

Bonn, im Januar 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. A. BAUER, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Dresden 1864. Nova Acta Acad. Leop. Carol. T. XXXI.
2. L. BORDAS, Recherches sur les organes de la génération de quelques Holothuries. Ann. de la Faculté des Sciences de Marseille. T. IX, 4. 1899.
3. Ders., Études sur l'anatomie et les fonctions physiologiques des poumons aquatiques des Holothuries. Ann. Musée d'Histoire Nat. de Marseille. T. V. No. 3. 1899.
4. L. CUÉNOT, Études morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biol. T. XI. 1891.
5. Ders., Notes sur les Echinodermes. Zool. Anz. Bd. XV. pag. 121. 1892.
6. J. GEROULD, The anatomy and histology of Caudina arenata (Gould). Bull. of the Mus. of Comp. Zoology at Harvard College. Vol. XXIX. No. 3. p. 123—190. 1896.
7. O. HAMANN, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. I. Die Holothurien. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
8. Ders., Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 1. Die Holothurien. Jena 1884.
9. Ders., Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen. Ibid. Bd. XLVI. 1888.
10. E. HÉROUARD, Recherches sur les Holothuries des côtes de France. Arch. Zool. exp. 2^me^ série. T. VII. 1889.
11. IWANZOFF, Über die physiol. Bedeutung der Eireifung. Bull. Soc. Natur. Moscou (2). T. XI. 1897. 3/4.
12. ET. JOURDAN, Recherches sur l'histologie des Holothuries. Ann. du Musée d'Hist. Nat. de Marseille. Zoologie T. I. 1883. Mém. No. 6.
13. R. KOEHLER, Recherches sur les Echinides des côtes de Provence. Ibid. Mém. No. 3.
14. K. LAMPERT, Die Seewalzen. (In: SEMPER, Reisen im Archipel der Philippinen. Bd. IV. 3. Abthlg. Wiesbaden 1885.)
15. A. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. IV. Abthlg. Jena 1894.
16. H. LUDWIG, Echinodermen. BRONN's Klassen u. Ordnungen d. Thierreiches. II. 3. I. Buch. Die Seewalzen. 1889—1892.
17. Ders., Zur Entwickelungsgesch. d. Holothurien. Sitzungsber. Kgl. Preuß. Akad. Wiss. Nr. 10. p. 179—192. Nr. 32. p. 603—612. 1891.
18. Ders, Holothurien. Hamburger Magalhaensische Sammelreise. Hamburg 1898.

19. H. Östergren, Zur Anatomie der Dendrochiroten. Zool. Anz. Bd. XXI. p. 102—110 u. 123—136. 1898.
20. C. Prowazek, Zell- und Kernstudien. Zool. Anz. Bd. XXIII. p. 305—309. 1900.
21. A. Russo, Nuovo contributo all' embriologia degli Echinodermi. Boll. Soc. Natur. in Napoli. Vol. X. 1896.
22. Ders., Sul cosidetto canale problematico delle Oloturie. Nuovo contributo alla morfologia degli Echinodermi. Ibid. Vol. XI. 1897.
23. Ders., Nuove osservazioni sulla morfologia degli Echinodermi. Ibid. 1898.
24. Ders., Sulla funzione renale dell' organo genitale delle Oloturie. Istit. Anat. Univers. di Cagliari. 1900.
25. E. Schultz, Über den Process der Exkretion bei den Holothurien. Biol. Centralbl. Bd. XV. 1895.
26. C. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen. II. Theil. Wissenschaftl. Result. Bd. I. Holothurien. Leipzig 1868.
27. R. Teuscher, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. V. Holothurien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876.
28. H. Théel, On a singular case of hermaphrodism in Holothurids. Svenska Vet.-Acad. Handlingar. Bd. XXVII. Abth. IV. No. 6. 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

ae, äußeres Schlauchepithel;
bg, Bindegewebe;
blf, Blutflüssigkeit;
blz, Blutplasmazellen;
ez, Eizellen;
fz, Follikelzellen;
igs, indifferente Geschlechtszellen;
je, junge Eizellen;
ke, Keimepithel des Genitalschlauches;
ph, Phagocyten;
rm, Ringmuskulatur.

Tafel XXXIX.

Fig. 1. Dorsales Mesenterium mit Geschlechtsdrüse. *ag*, Ausführungsgang; *d*, Darm; *dbl*, dorsales Magengefäß; *dm*, dorsales Mesenterium; *gbl*, Genitalblutgefäß; *Kz*, Knospungszone der Genitalschläuche; *ze*, Zwitterschläuche mit Eizellen; *zs*, männliche Schläuche.

Fig. 2. Längsschnitt durch einen jungen Zwitterschlauch. *we*, wimperndes Innenepithel an der Ansatzstelle des Schlauches an die Genitalbasis. Vergr. 390.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Keimschlauch, in welchem die Ausbildung der Samenelemente vor sich geht. Vergr. 145.

Fig. 4. Querschnitt durch einen Schlauch aus der Knospungszone. Vergr. 390.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Zwitterschlauch, in welchem noch einige Eizellen vorhanden sind, während die übrigen von Phagocyten beseitigt wurden. Vergr. 145.

Fig. 6. Zeigt in einem solchen Schlauche eine durch Phagocyten zerstörte Eizelle. Vergr. 200.

Fig. 7. Phagocyten bei starker Vergrößerung (790). *a*, die großkernige,

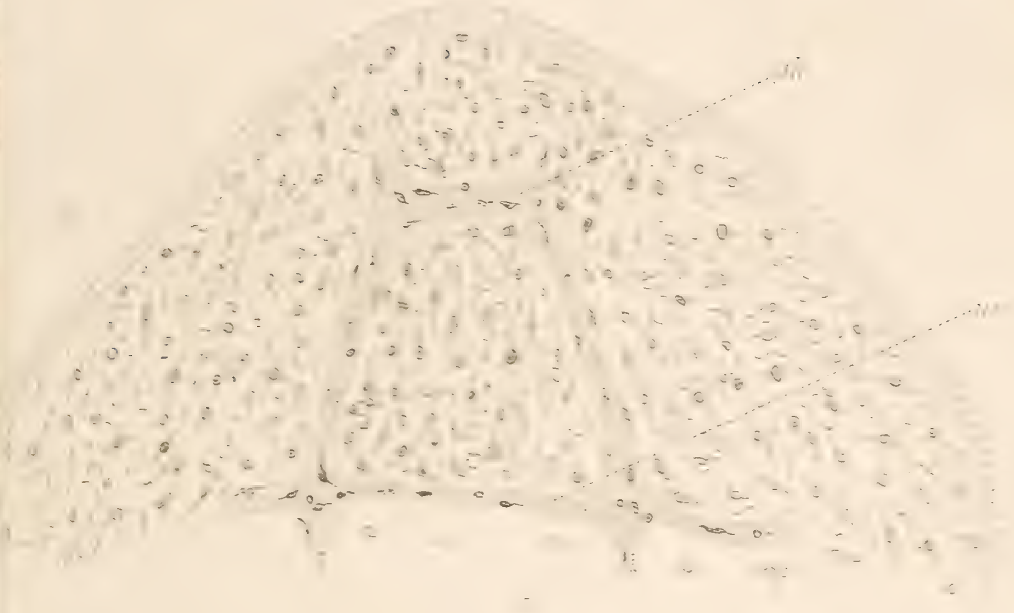
b, die kleinkernige Form; *c*, Vermehrung einer großkernigen Form durch direkte Theilung.

Figg. 8—15. Geben einen schematischen Überblick über die Entwicklung der Geschlechtsorgane. Die Erklärung der Figuren im Text. Mit blauer Farbe sind die Eier gekennzeichnet, mit rother Farbe die Spermatozoiden, während die schwarze Punktirung die Vertheilung der indifferenten Geschlechtszellen in den einzelnen Schläuchen anzeigen soll. Was die Größe der Thiere betrifft, so betrugen die Maße in der Reihenfolge der Figuren: 6, 20, 25, 38, 50 mm für die Figg. 8—11, 14, und 70 mm für Fig. 15. Die Figg. 12 und 13 sind nach dem Befunde der Fig. 14 ergänzt worden.

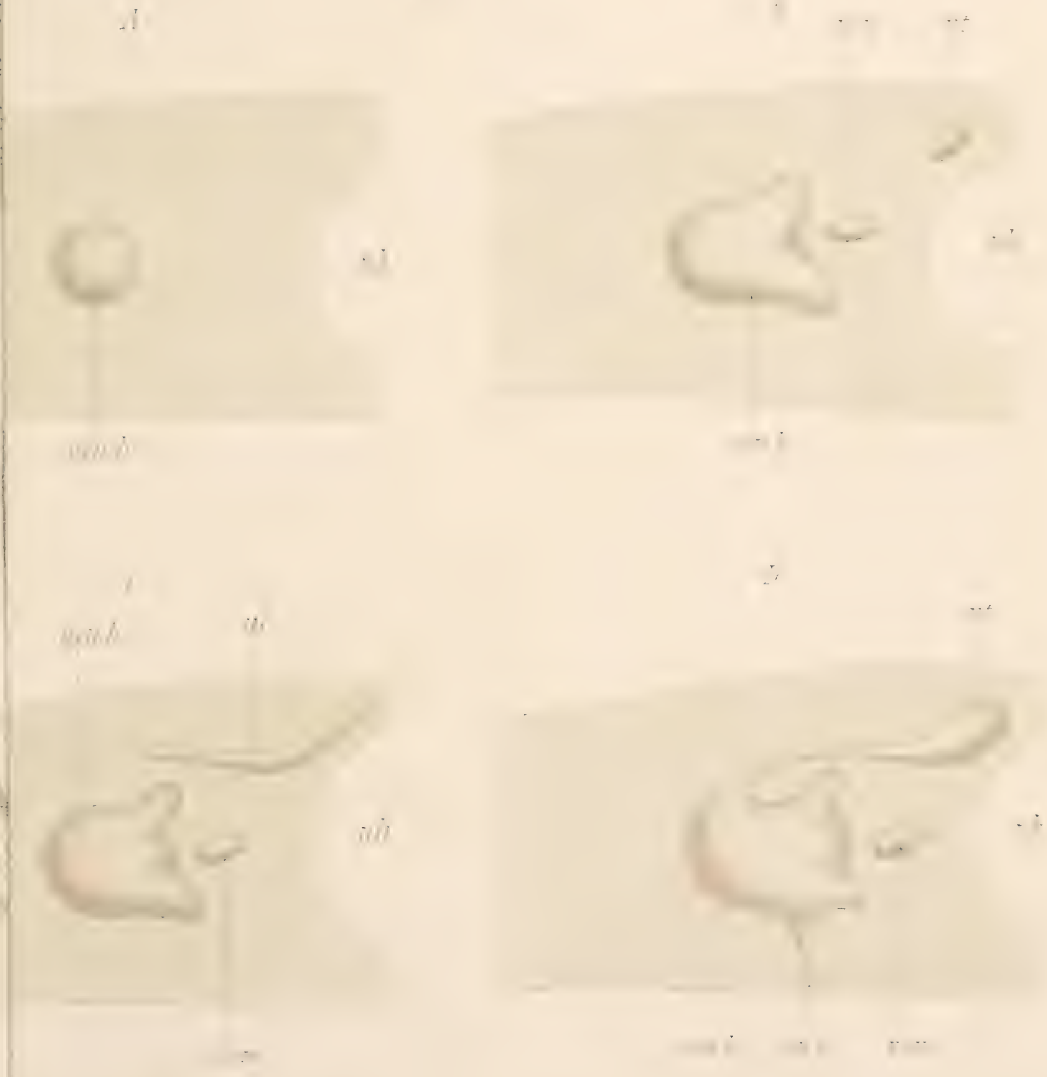
Fig. 16. Querschnitt durch einen Zwitterschlauch, welcher reife Eier ausgestoßen hat, und in dem ein Ei zurückgeblieben ist, das durch Phagocyten beseitigt wird. Der Eidotter *dt* ist der Deutlichkeit halber mit rother Farbe hervorgehoben worden. Bei * sieht man das Eindringen der Fresszellen in das Schlauchinnere. Ein Theil der Phagocyten liegt schon mit Dotterbestandtheilen beladen hinter dem wenig hervortretenden Innenepithel des Schlauches. *fh* ist eine zurückgelassene Follikelhaut eines ausgestoßenen Eies, die ebenfalls nach und nach von Phagocyten zerstört wird.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

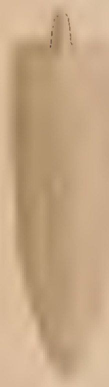
6.



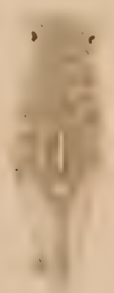
7.



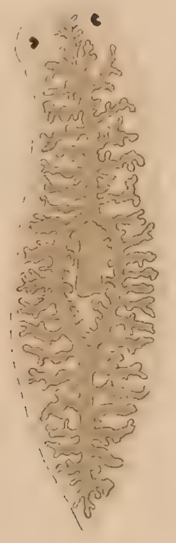
1



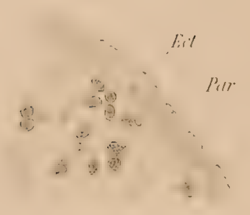
2



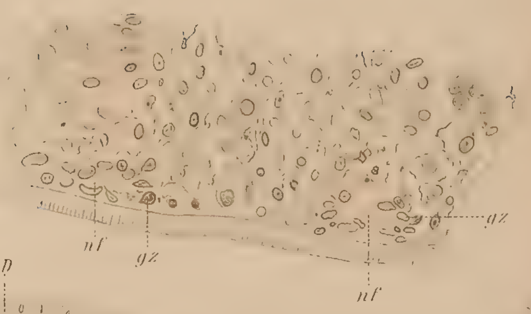
3



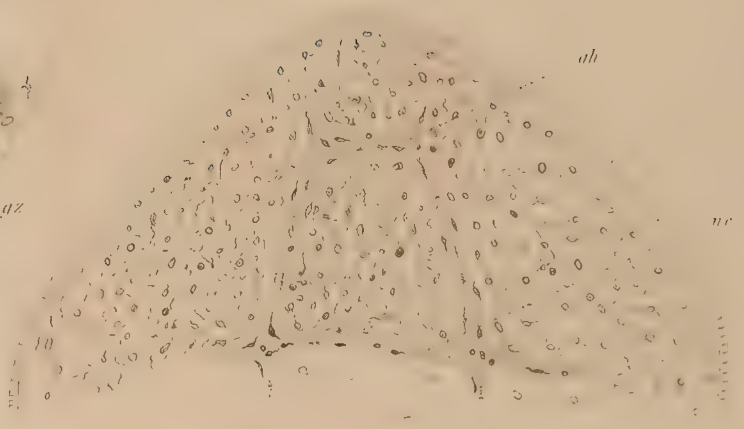
4



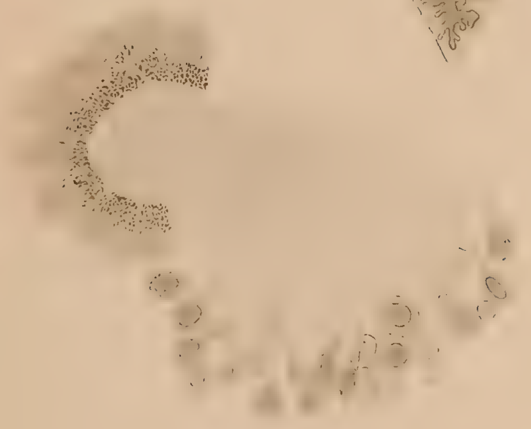
5



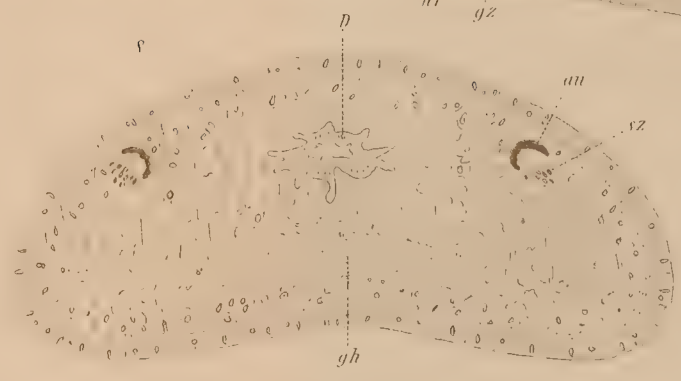
6



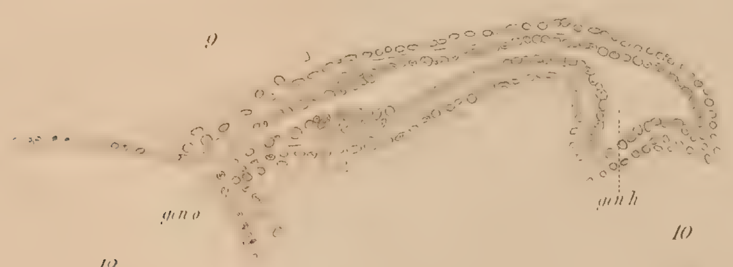
7



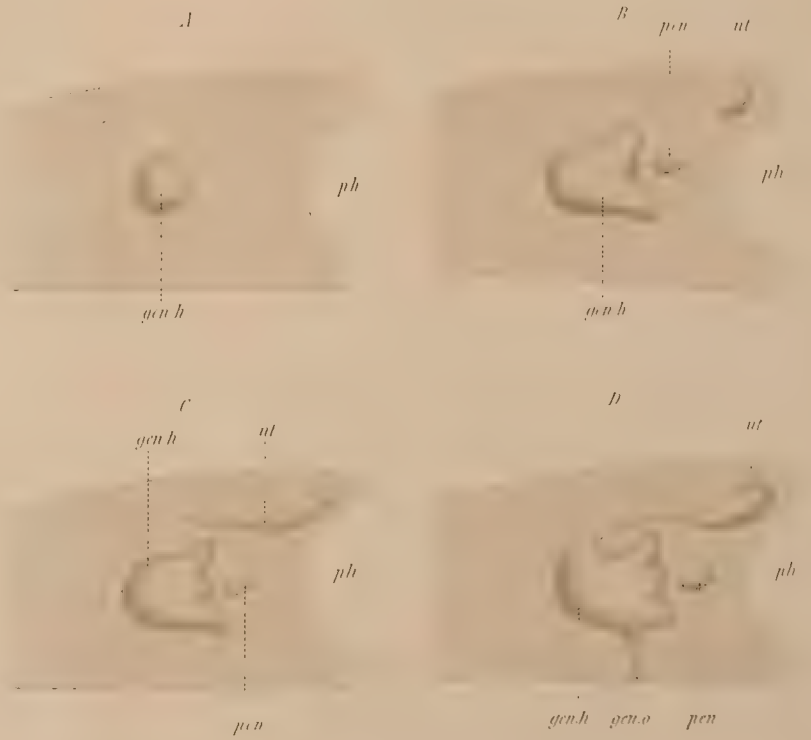
8



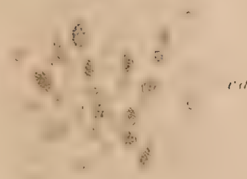
9



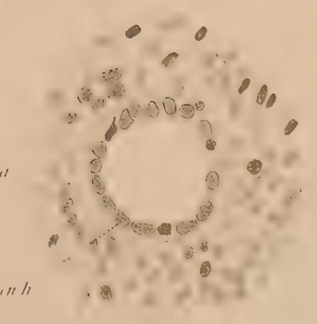
15


A
gen.h
ph
B
pen
ut
ph
gen.h
C
gen.h
ut
ph
pen
D
ut
ph
gen.h
gen.o
pen

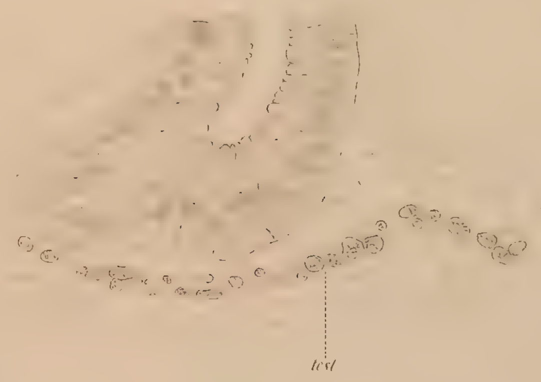
13



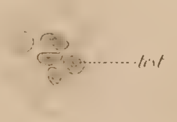
14



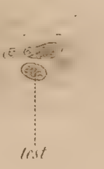
12



10



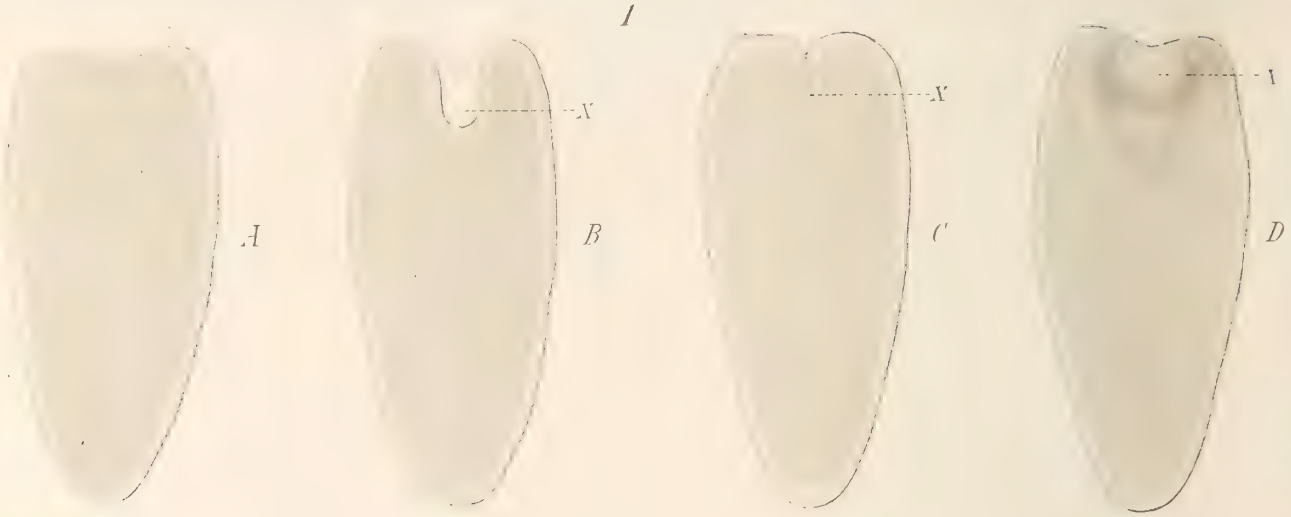
11



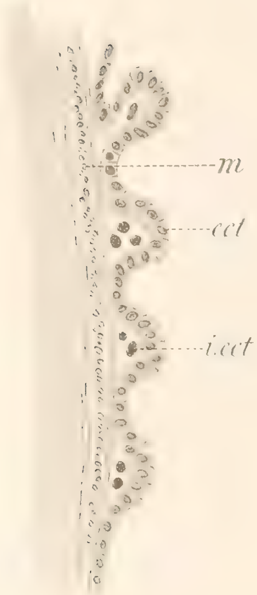
Verlag von Wilhelm Engelmann Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

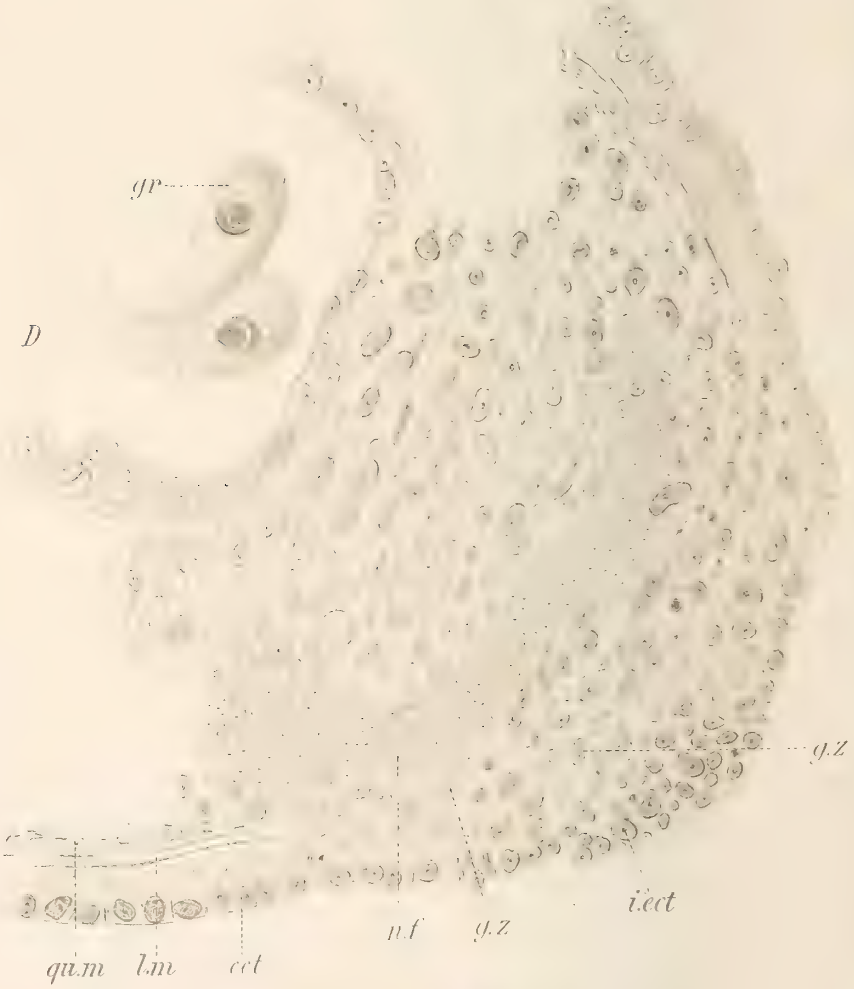
1



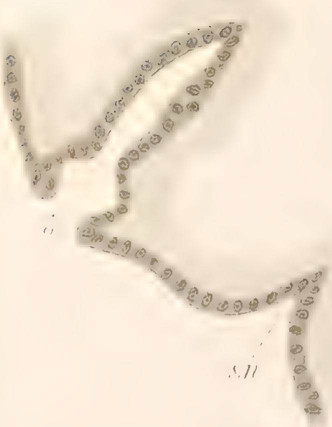
3



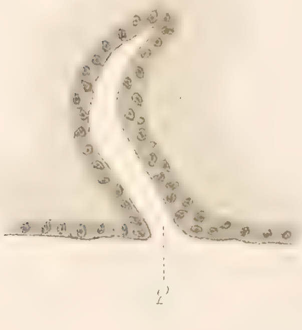
4

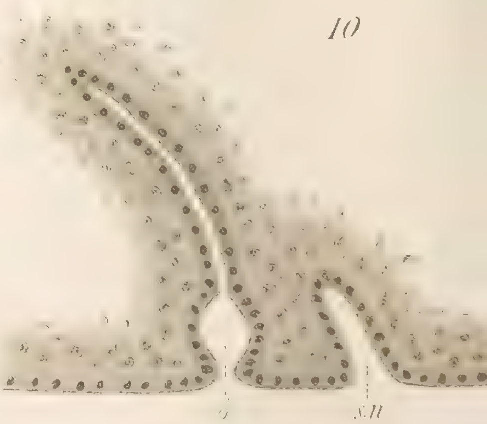

gr
D
g.z
i.ect
n.f
g.z
qu.m
l.m
ect

9

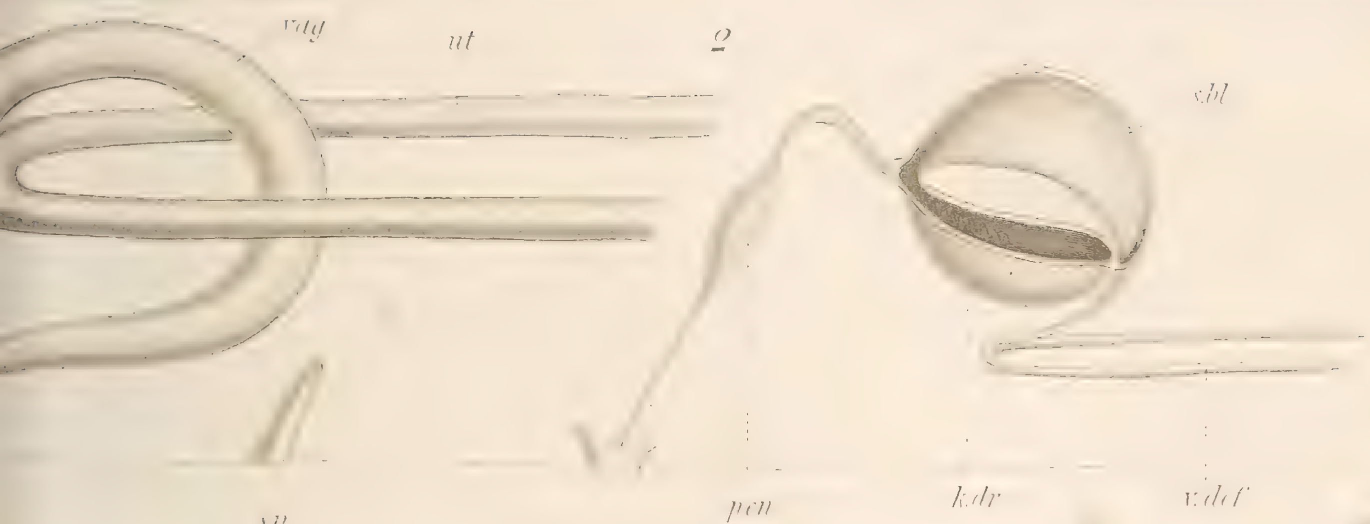


11

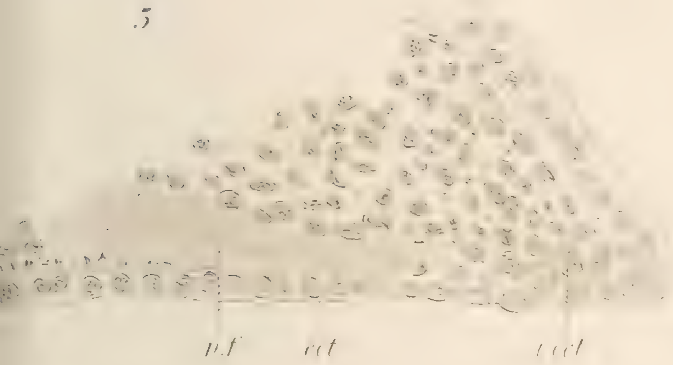


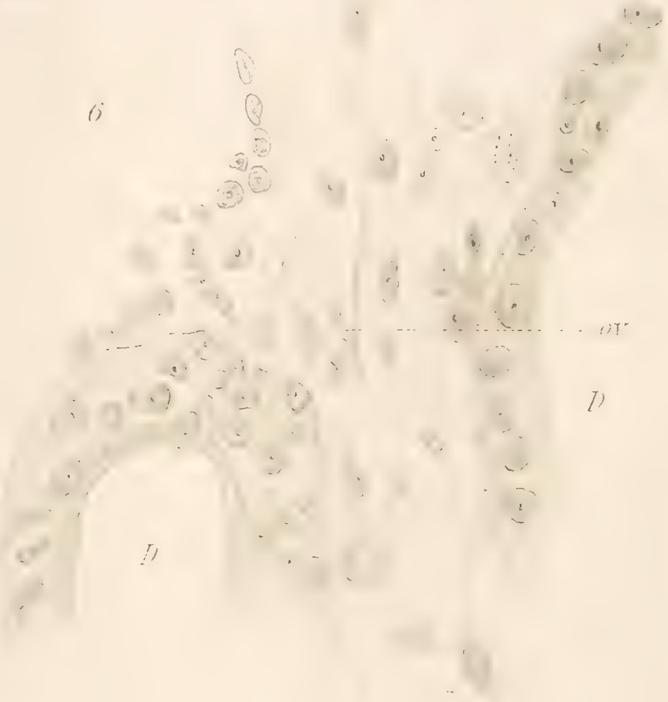


Verlag von W

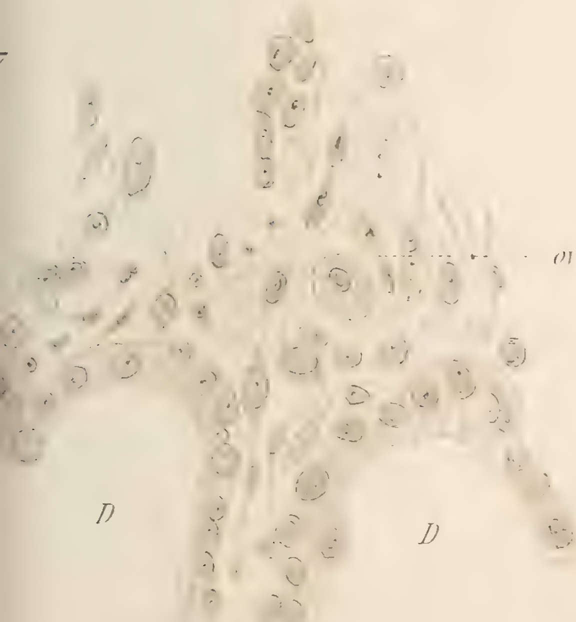

vag
ut
2
s.bl
sp
pen
k.dr
v.def

5





7



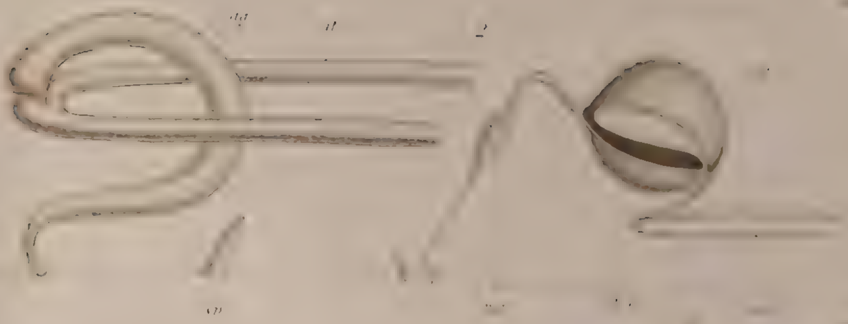
8

test
test
test
test

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ª/M.

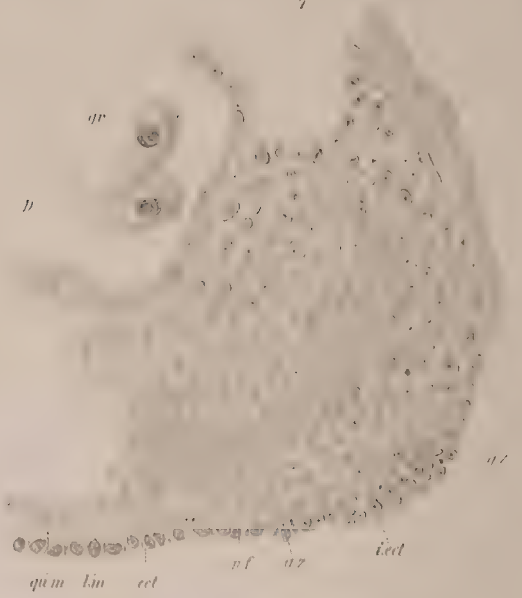
1

2

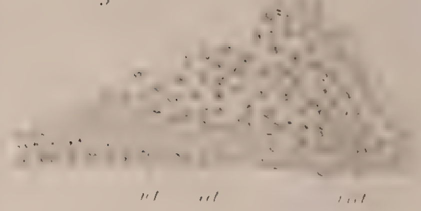


3

4


gr
D
gz
qu m
lm
ect
pf
dz
i.ect

5

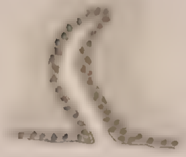


6

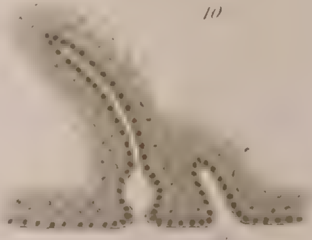
7

9

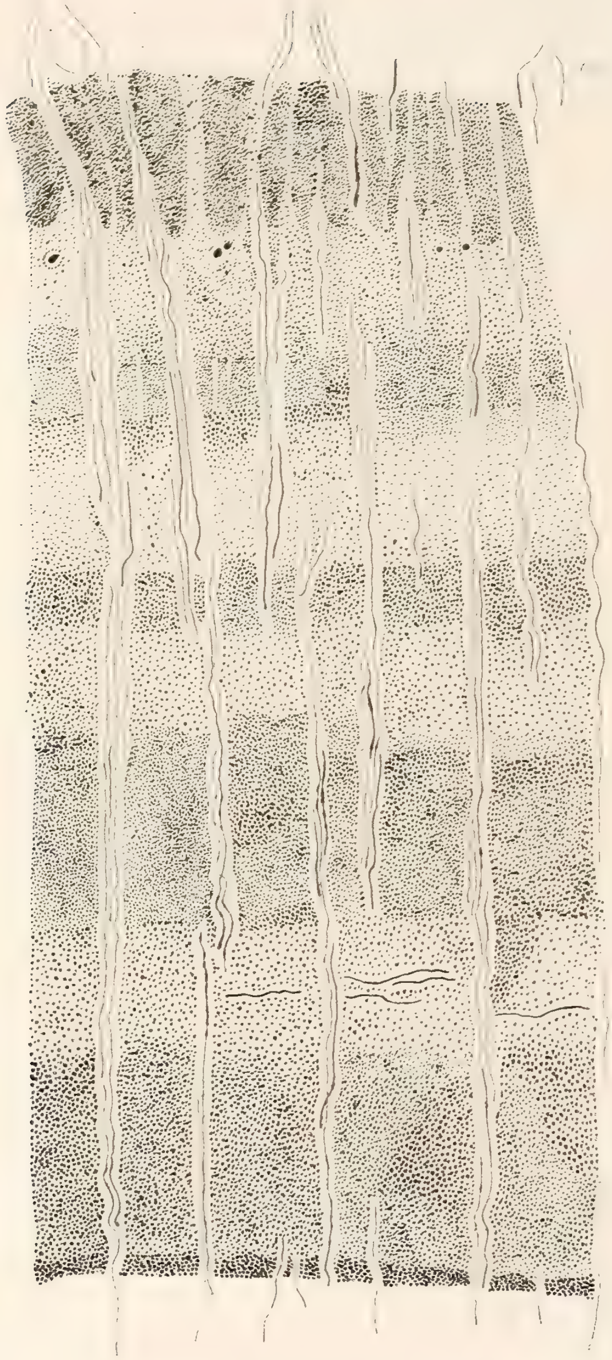
11



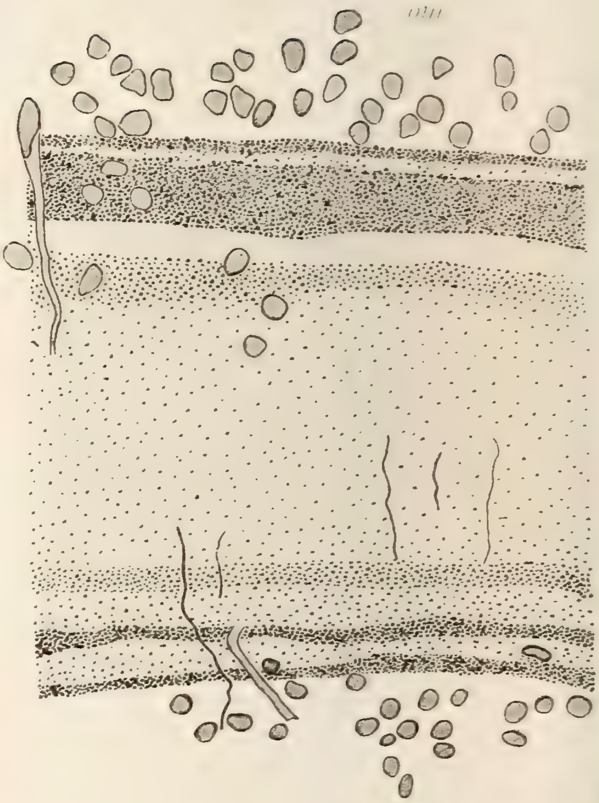
10



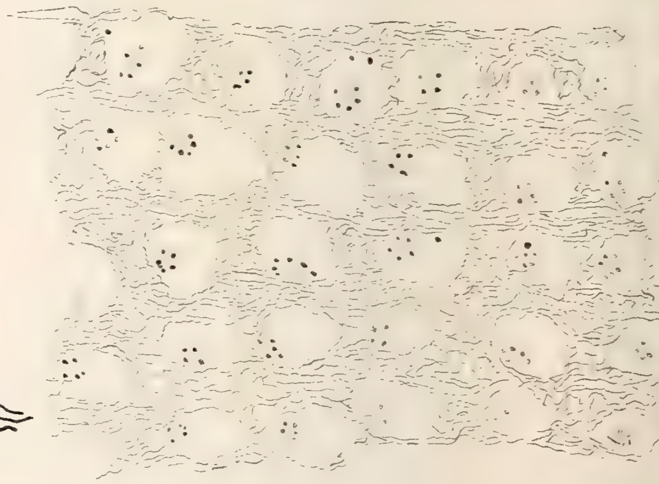
1



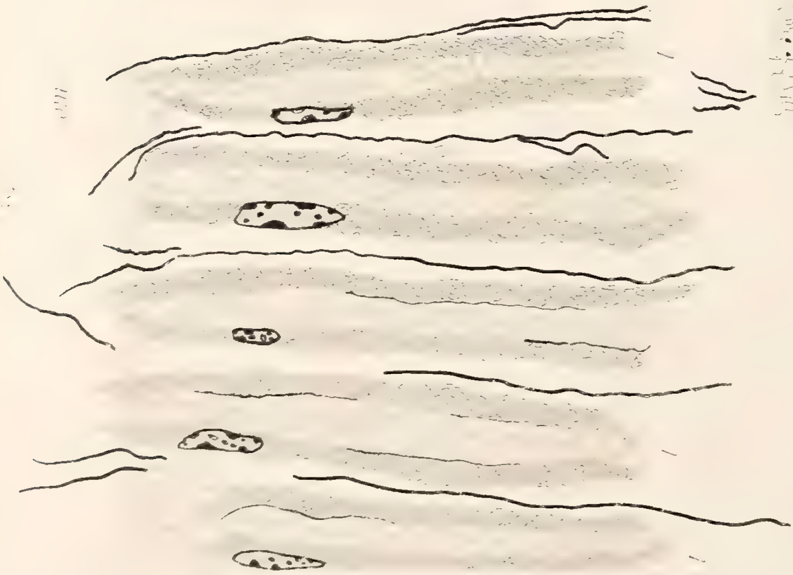
3



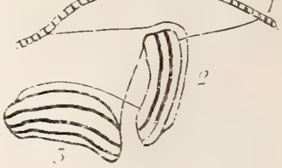
4



2

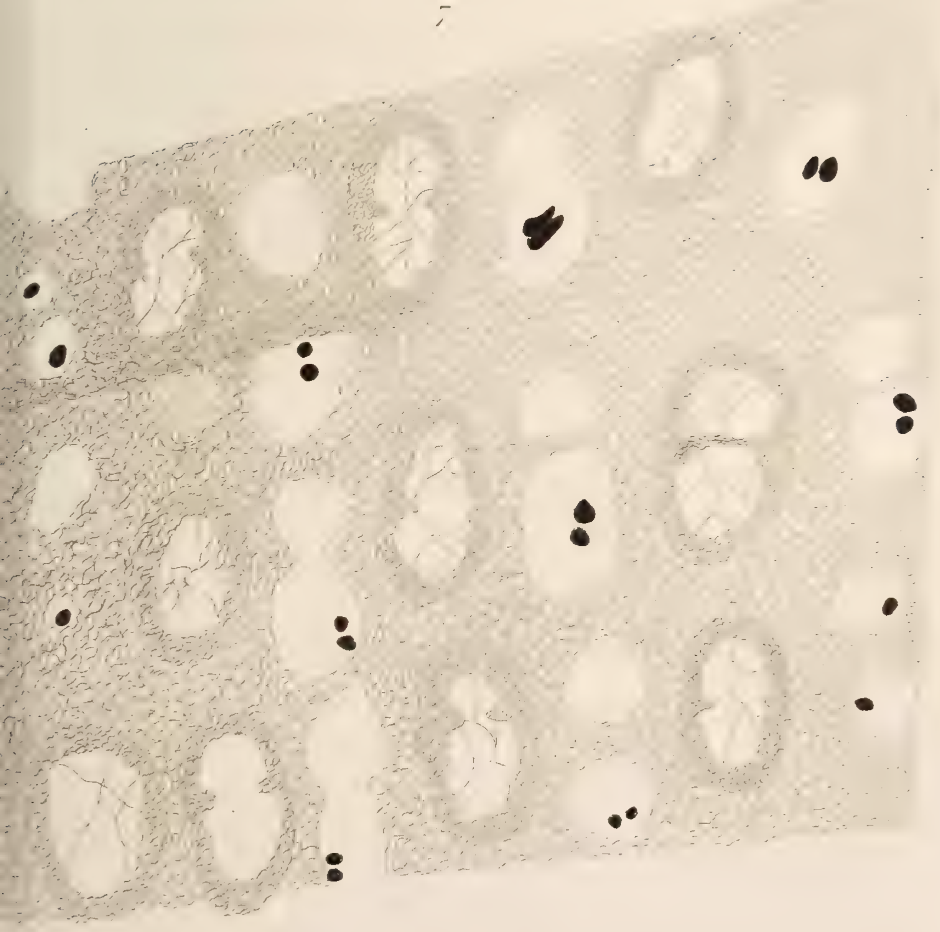


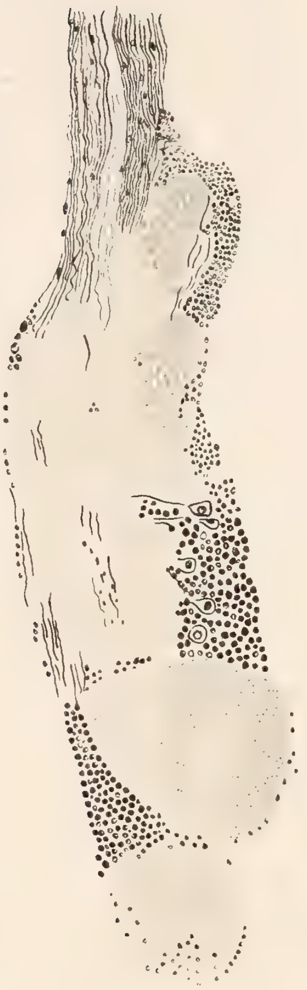
5

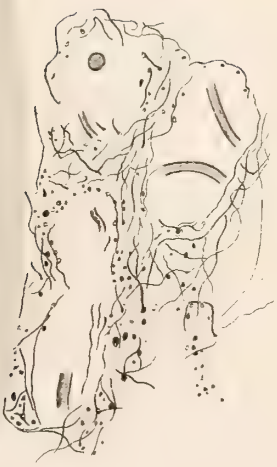


6

7

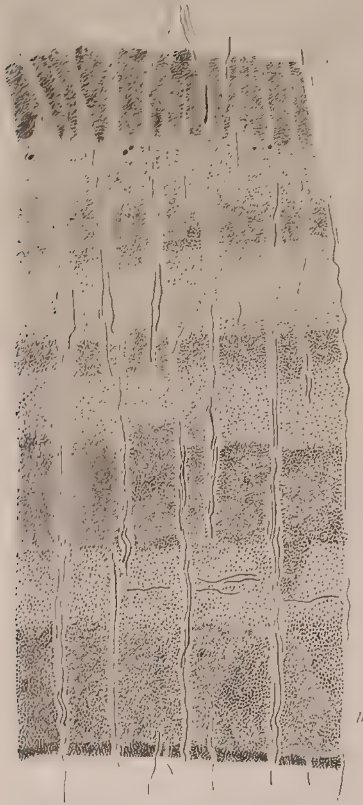


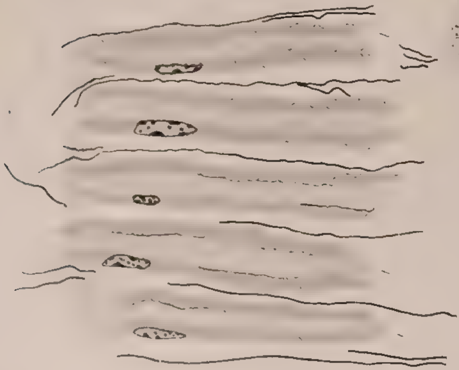




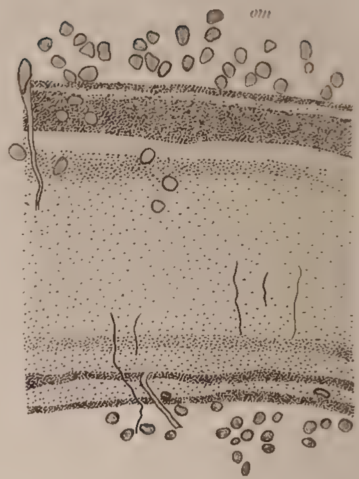
[illegible]

1

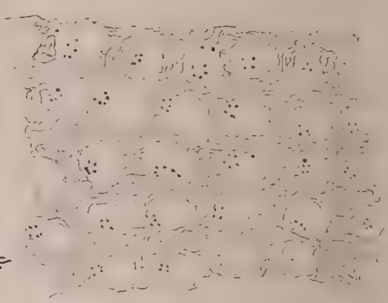




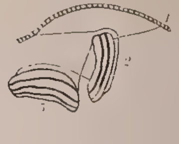
3



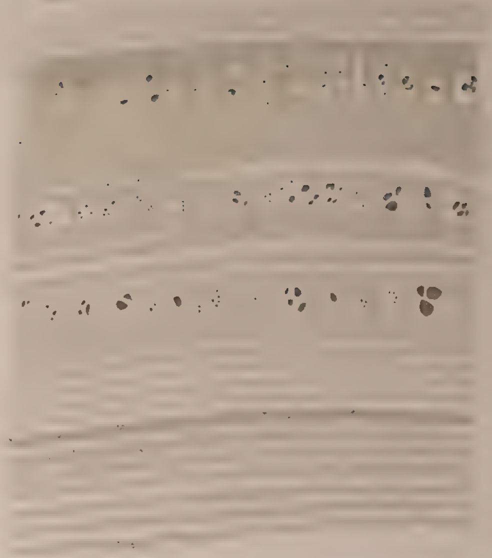
4



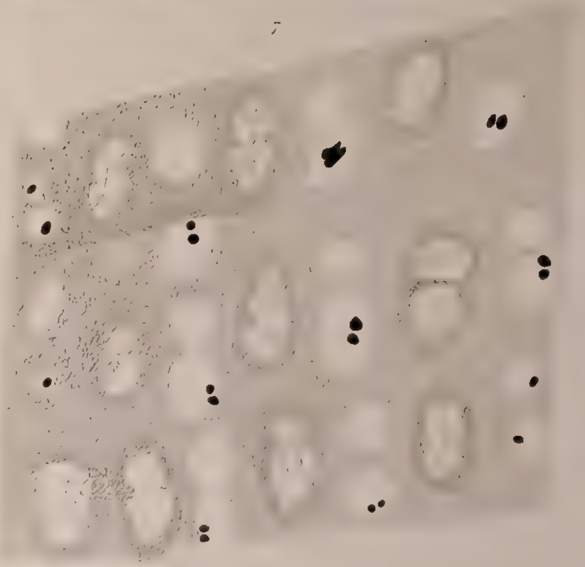
5

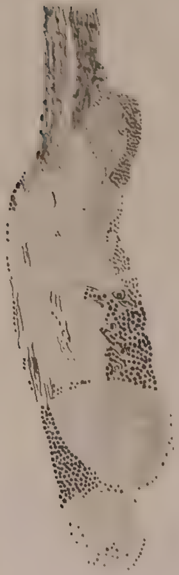


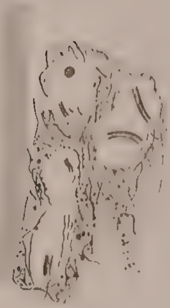
6



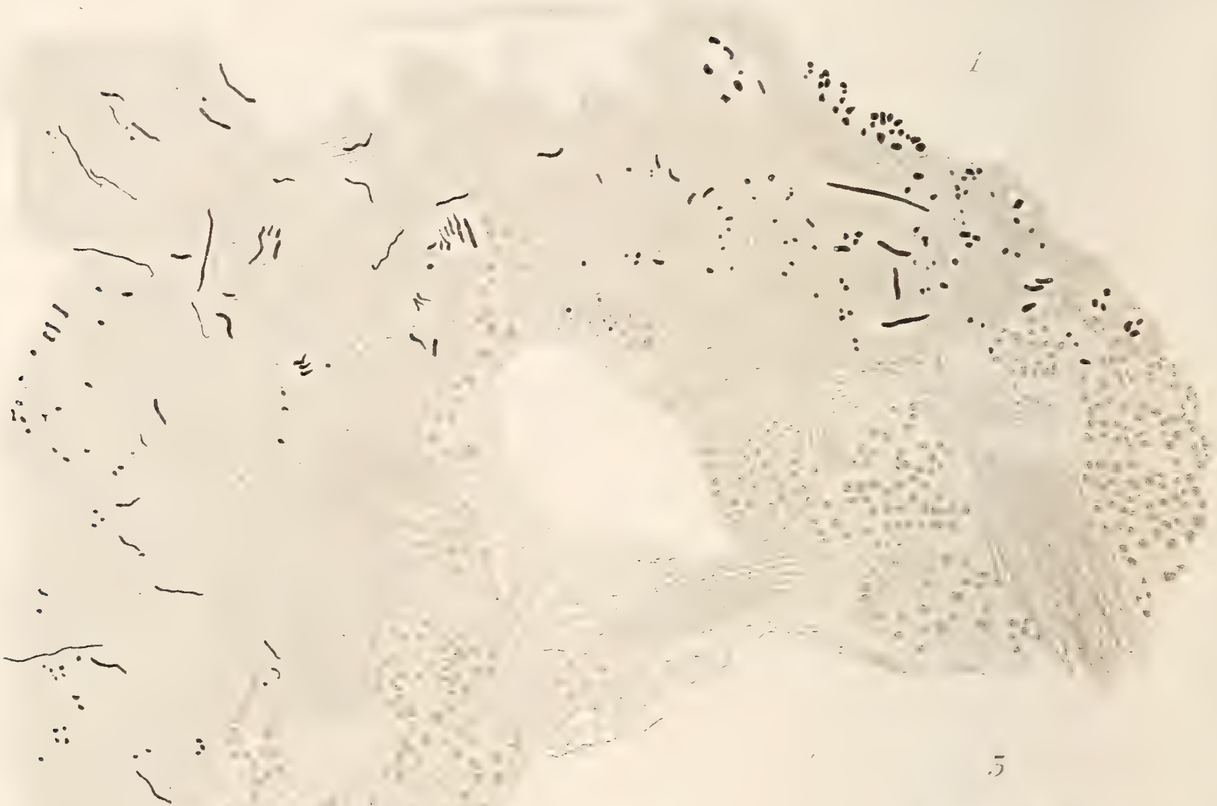
7



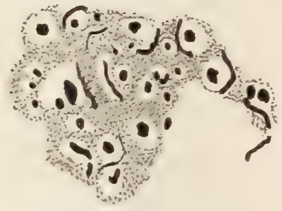




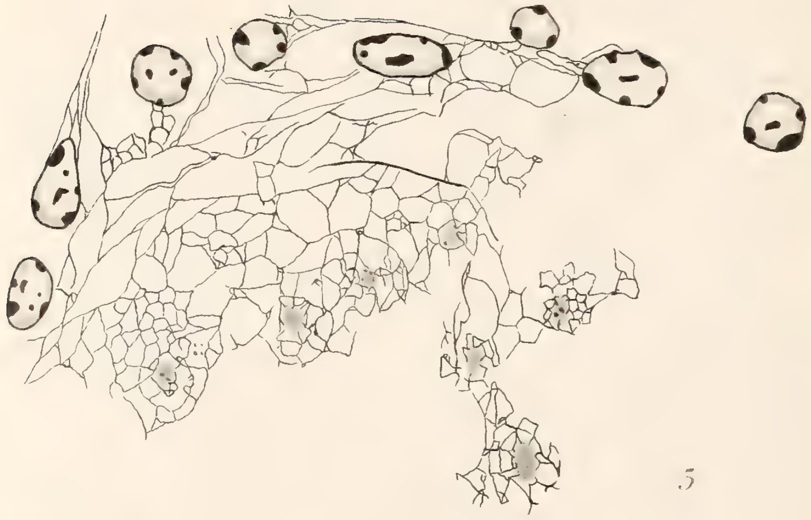
1



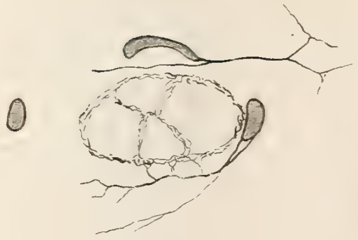
5



2



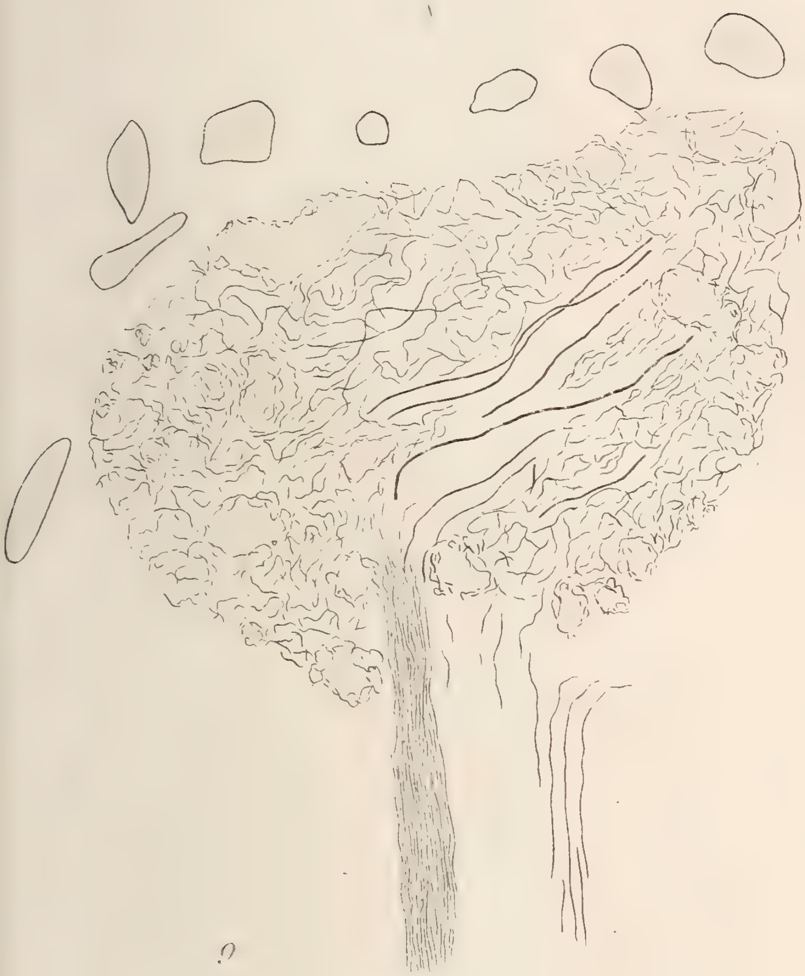
6

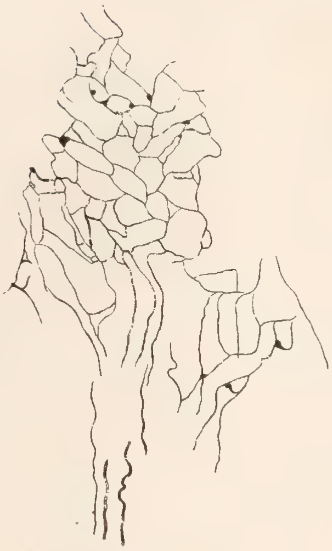


4

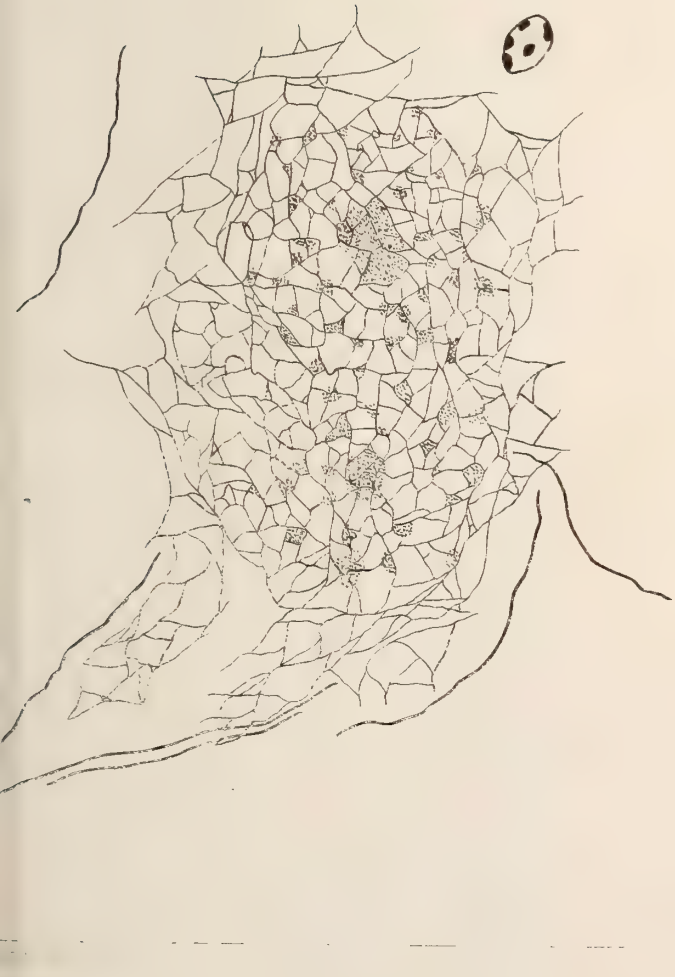
5

7

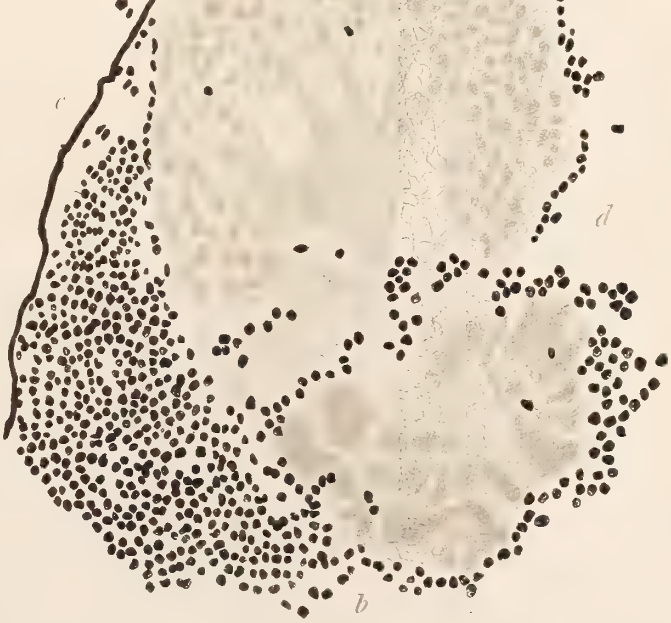




9



11

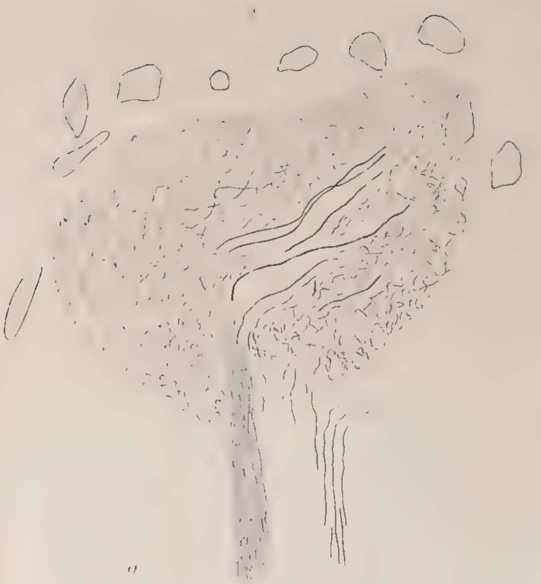


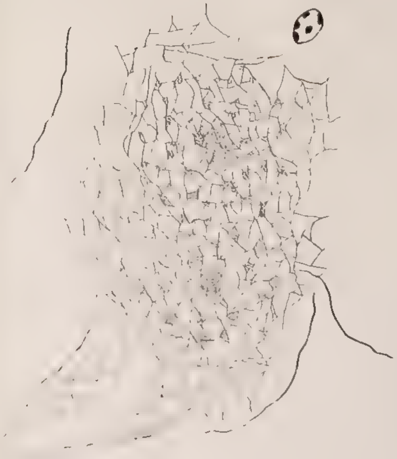
1

5

6

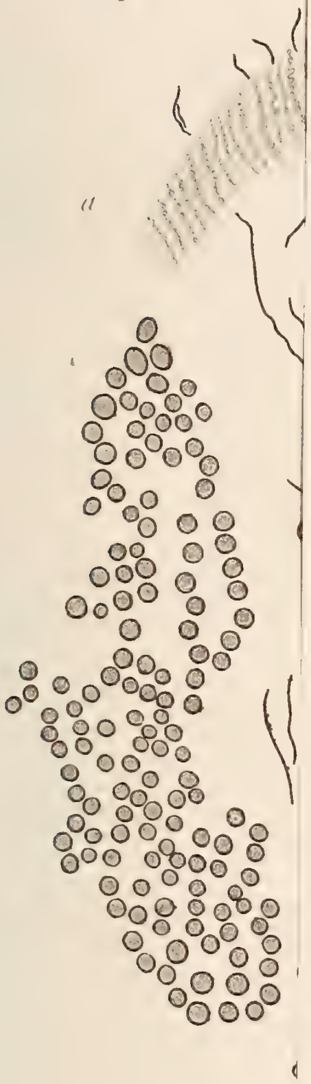
7



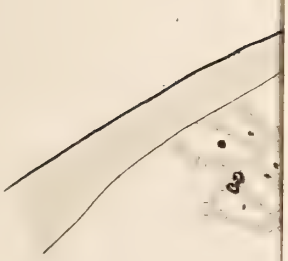


11

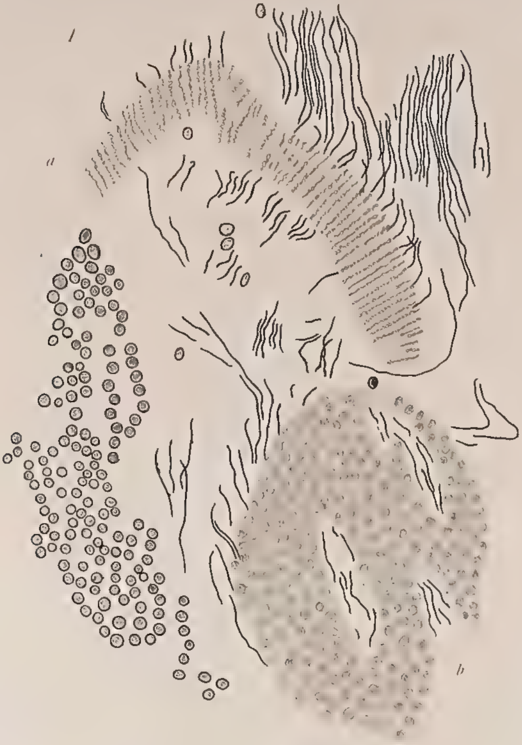
1



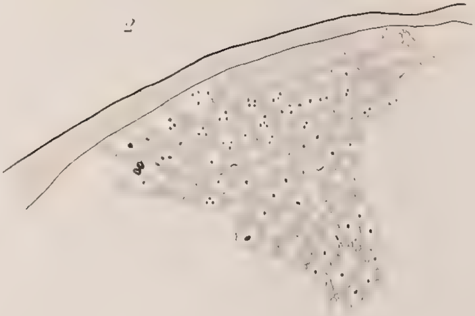
2



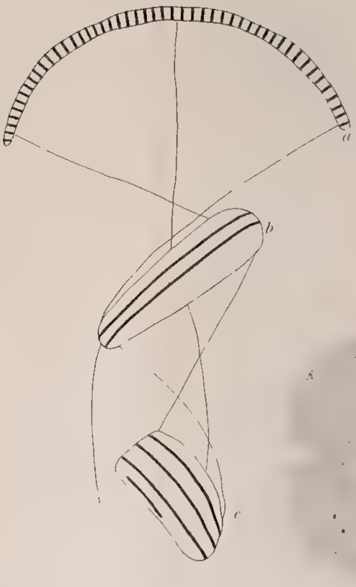
1



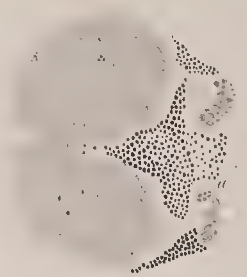
2



3



5



4

Fig. 1.

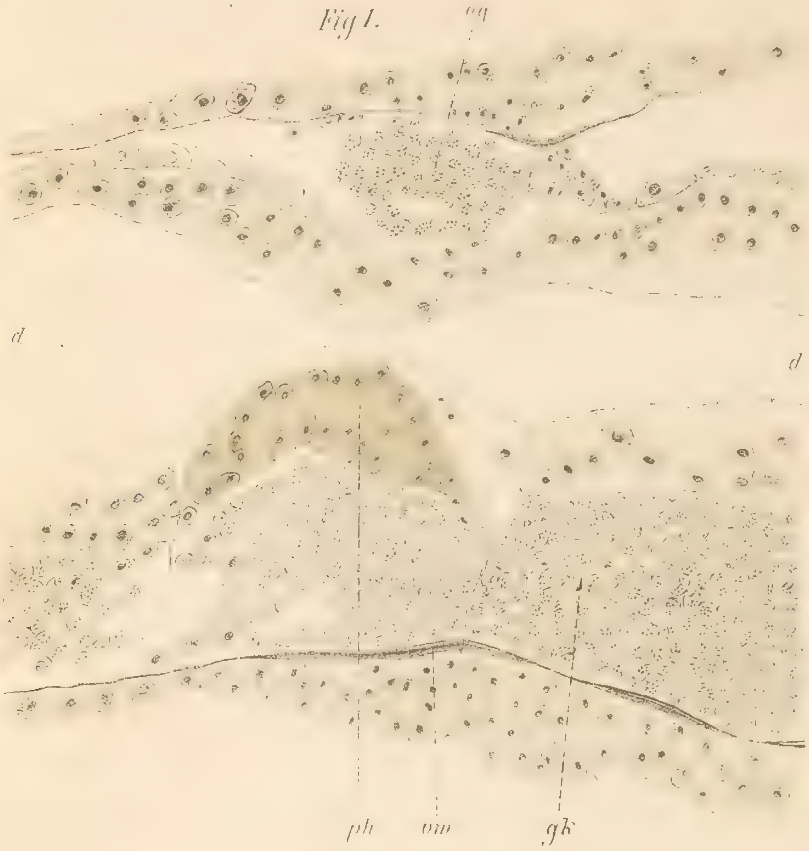

og
d
d
ph
vm
gk

Fig. 2.

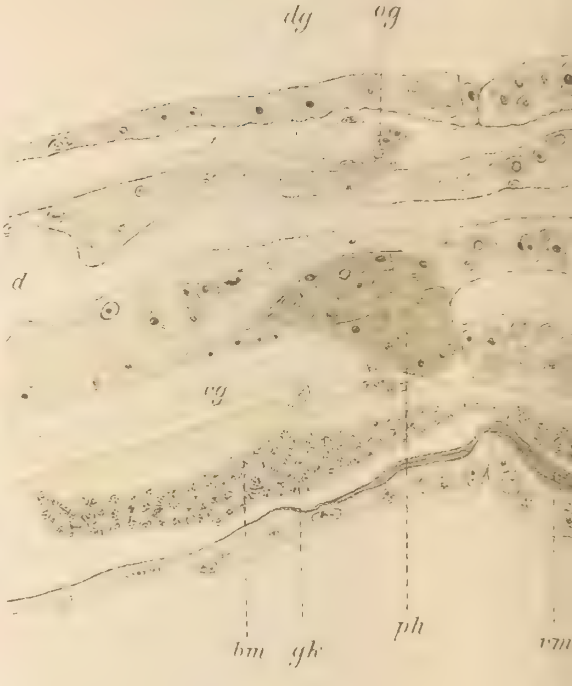

dg
og
d
vg
bm
gk
ph
vm

Fig. 4.

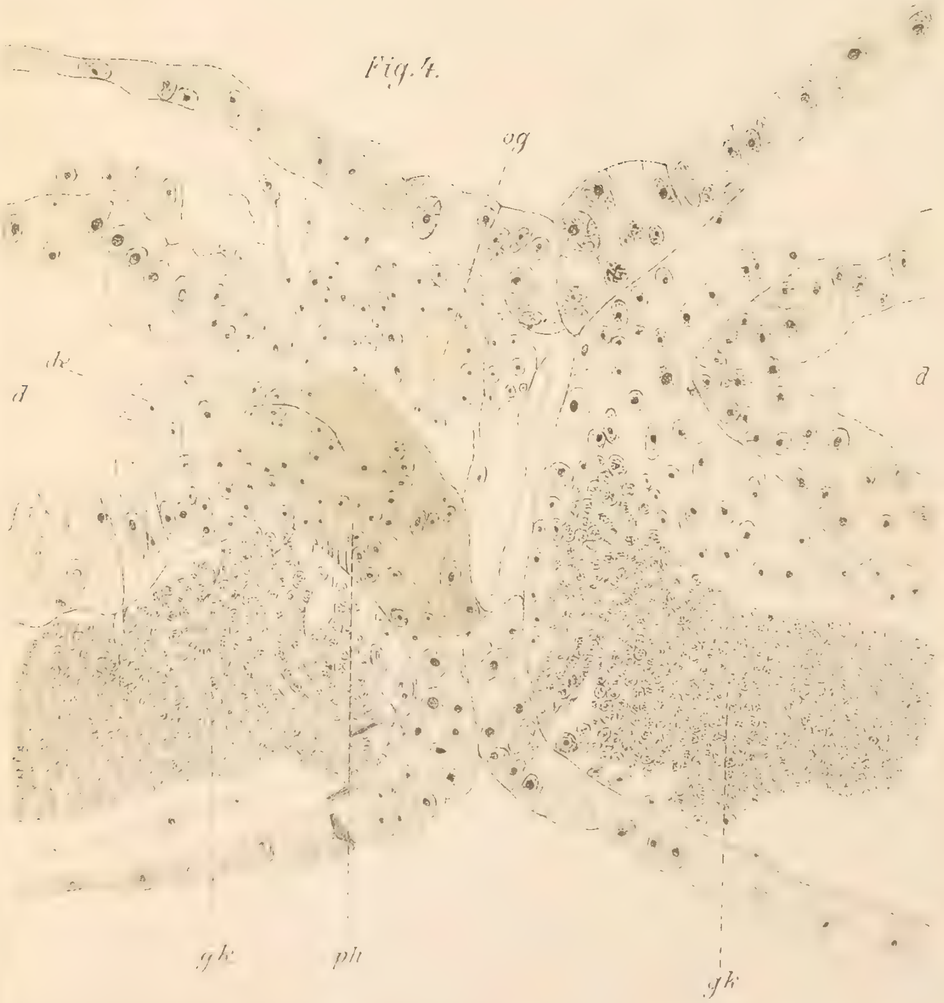
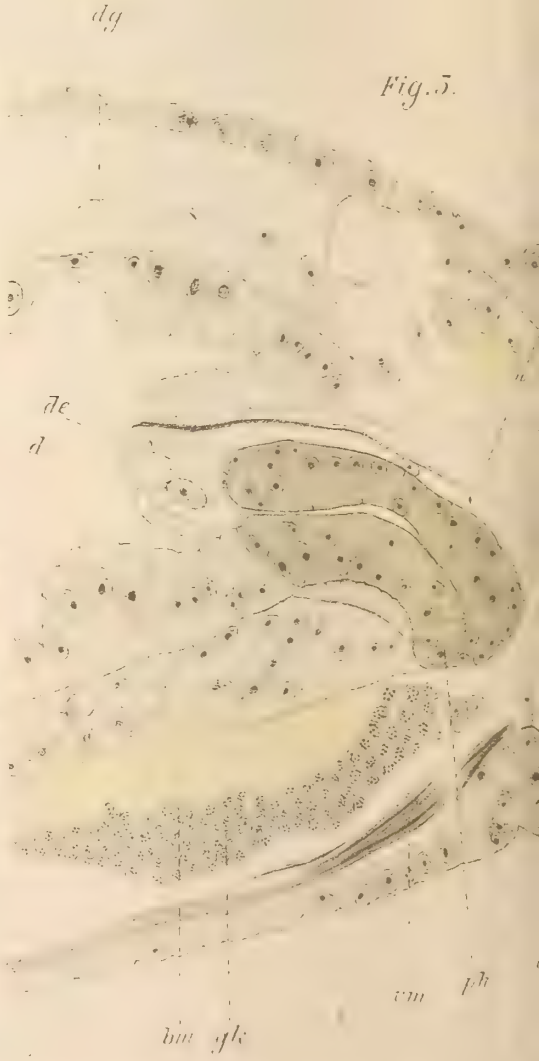

og
de
d
d
gk
ph
gk

Fig. 5.


dg
de
d
bm
gk
vm
ph

H. Wetzel gez.

Wilhelm

Fig. 3.

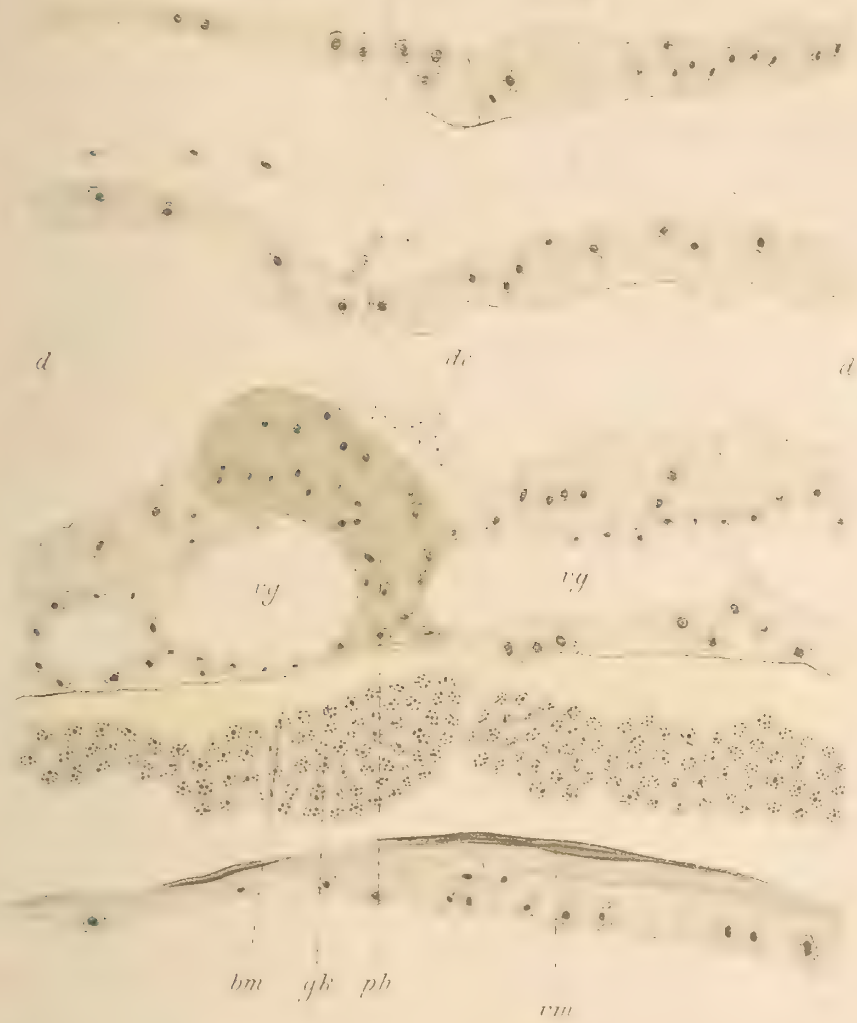
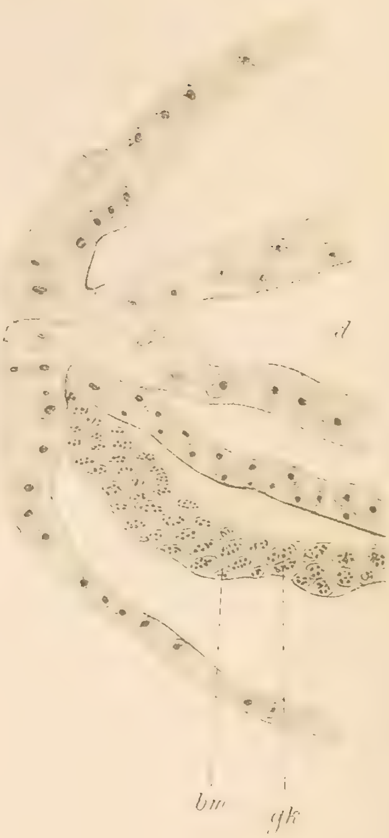

og
dg
d
dc
d
vg
vg
bm
gk
ph
vm

Fig. 7.



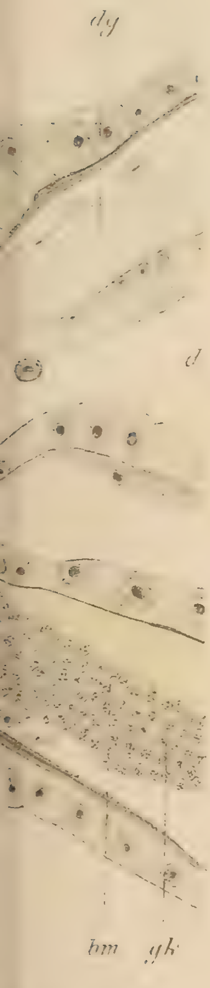


Fig. 6.

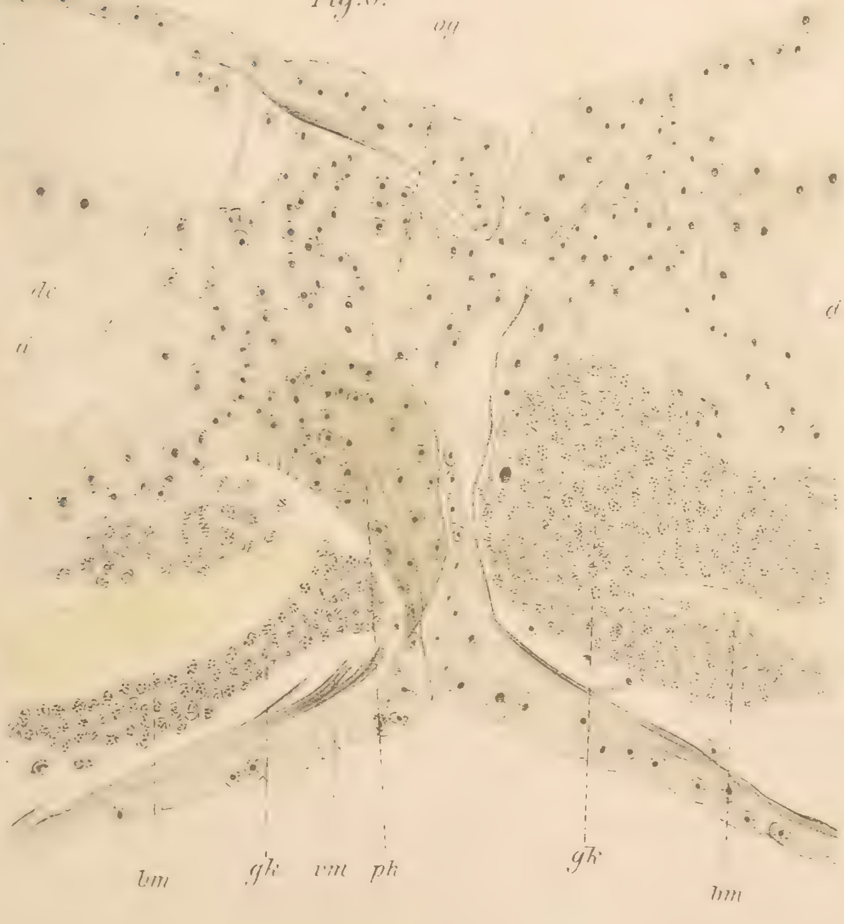
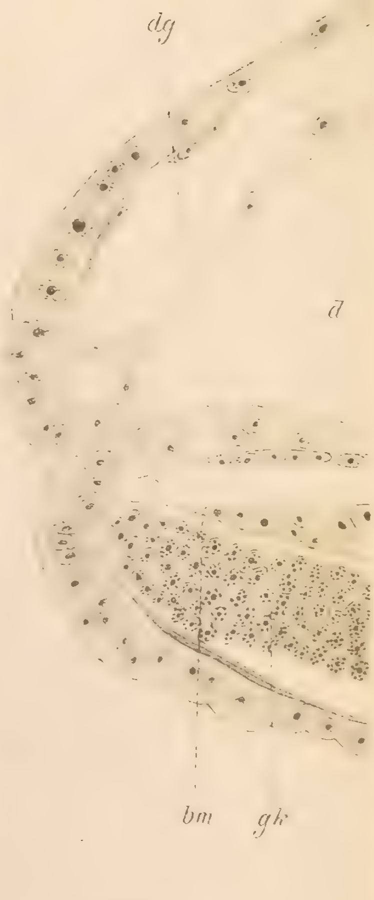

og
dc
a
d
bm
gk
vm
pk
gk
bm

Fig. 8.



ann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 1.

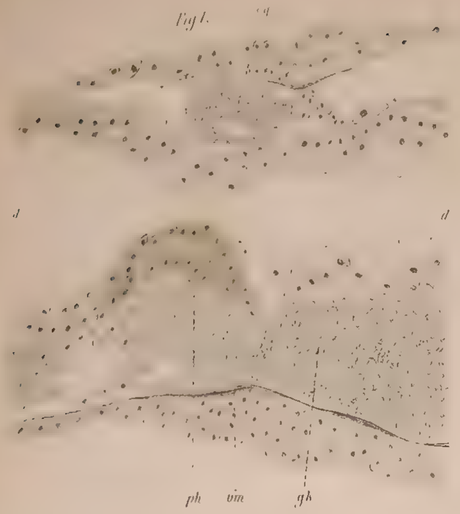

og
d
d
ph
vm
gk

Fig. 2.

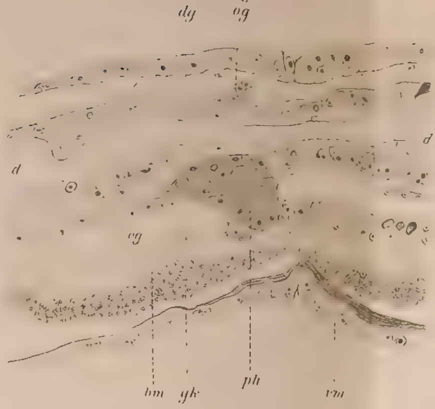

dg
og
d
d
vg
bm
gk
ph
vm

Fig. 3.

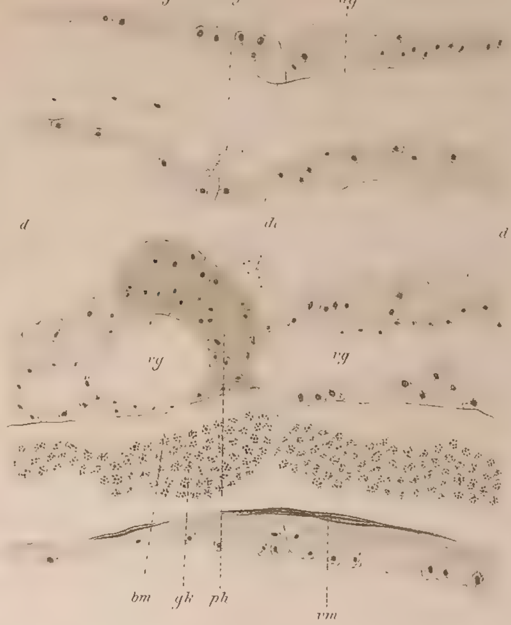

og
dg
d
dc
d
vg
vg
bm
gk
ph
vm

Fig. 7.

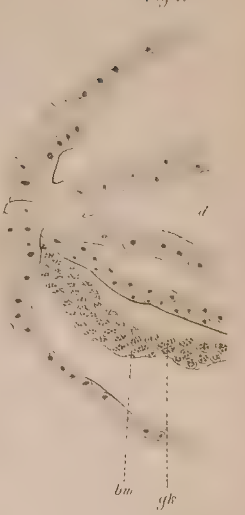


Fig. 4.

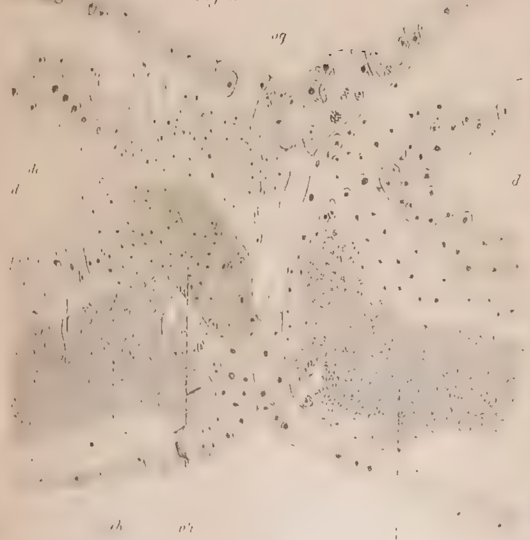

og
dc
d
ph
vm
gk

Fig. 5.

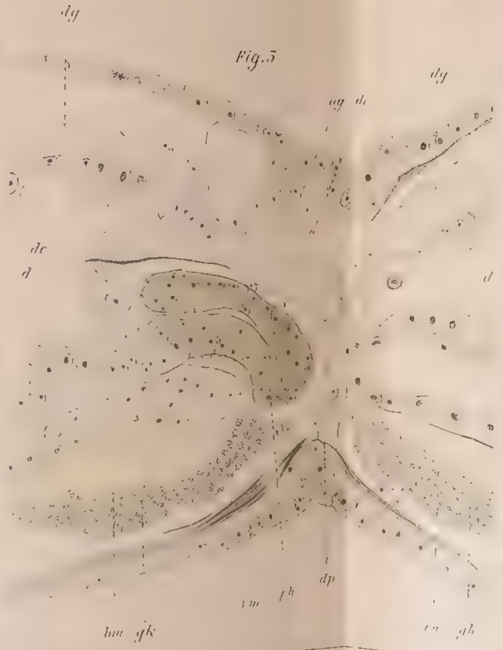

dg
og
dc
dg
dc
d
d
bm
gk
vm
ph
dp
vm
gk

Fig. 6.

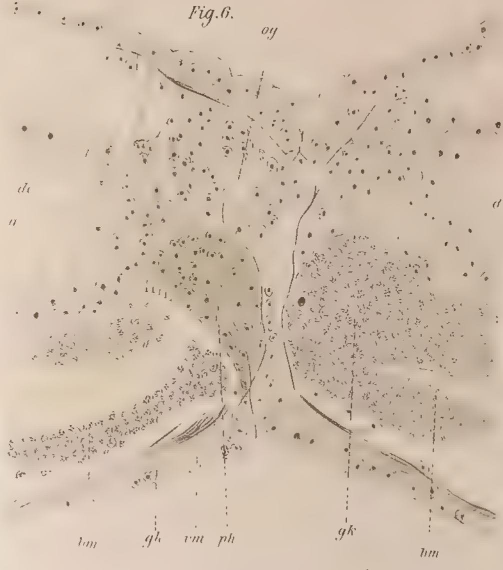
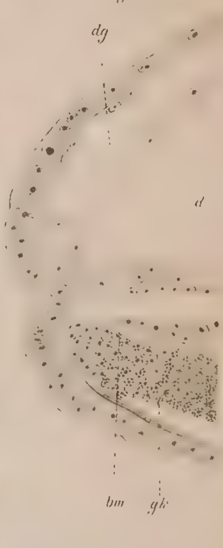

og
dc
d
d
bm
gk
vm
ph
gk
bm

Fig. 8.

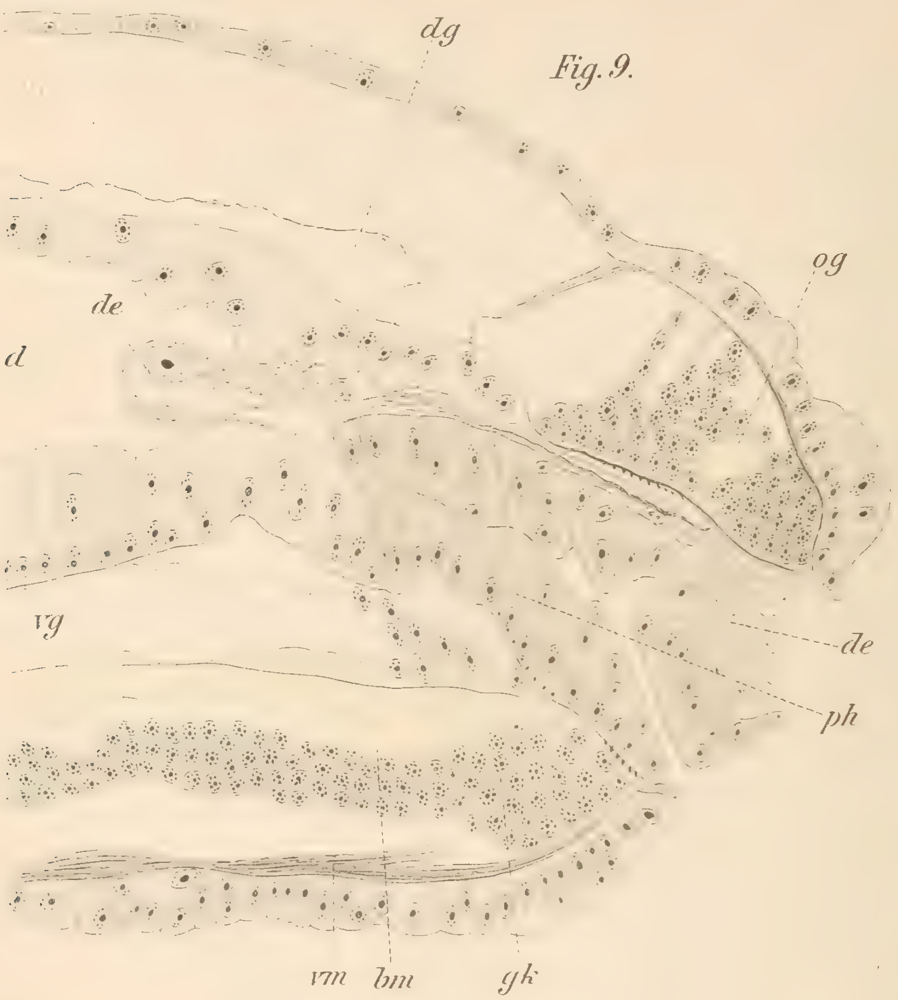


H Wetze

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst v. E. A. Funke Leipzig

Fig. 9.


dg
og
de
d
vg
de
ph
vm
bm
gk

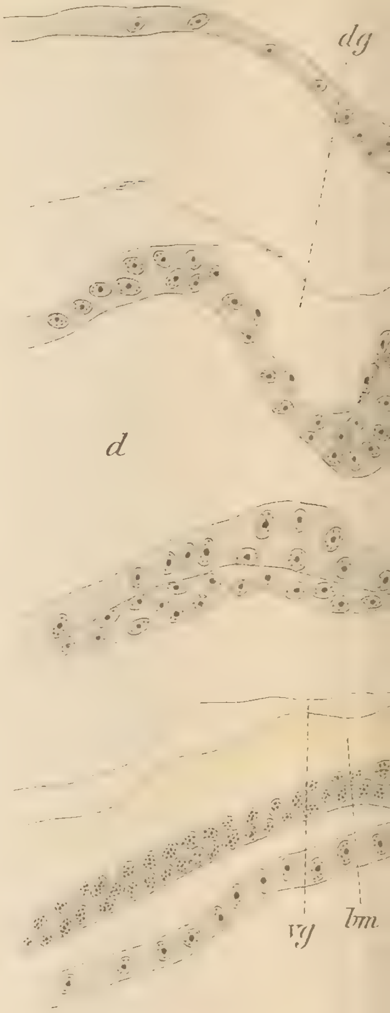


Fig. 11.

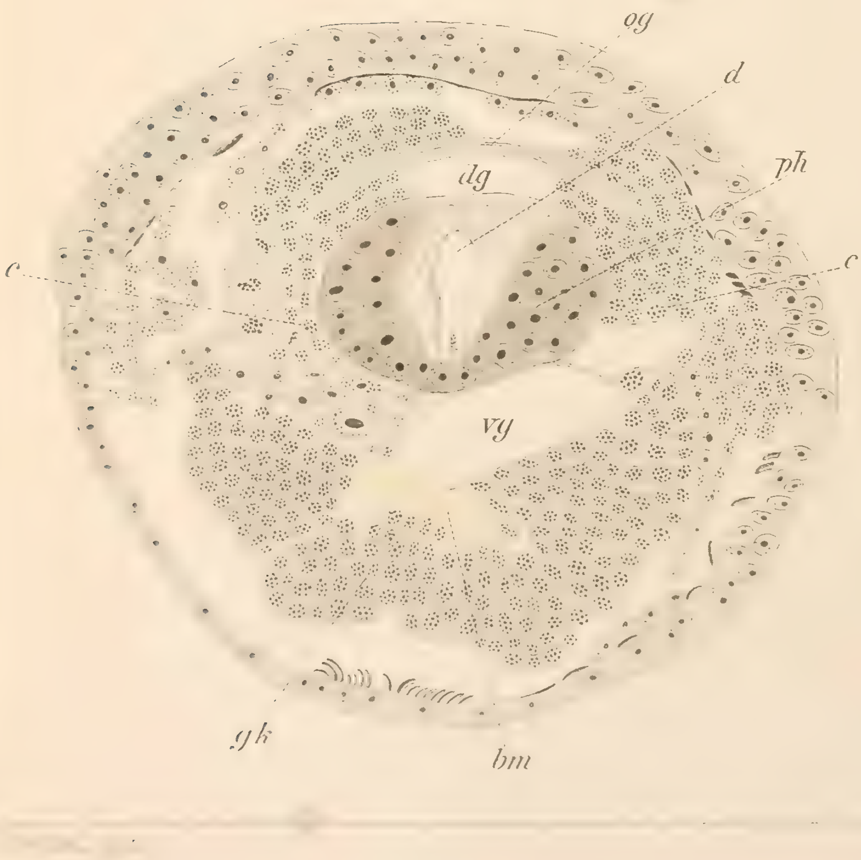
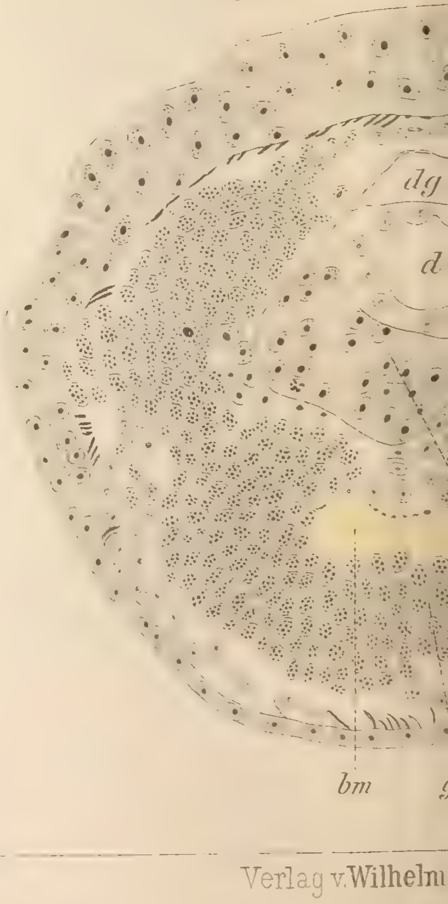

og
d
dg
ph
c
c
vg
gk
bm

Fig. 12.



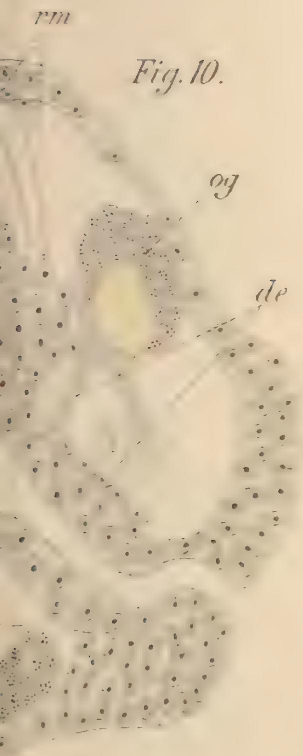


Fig. 10.

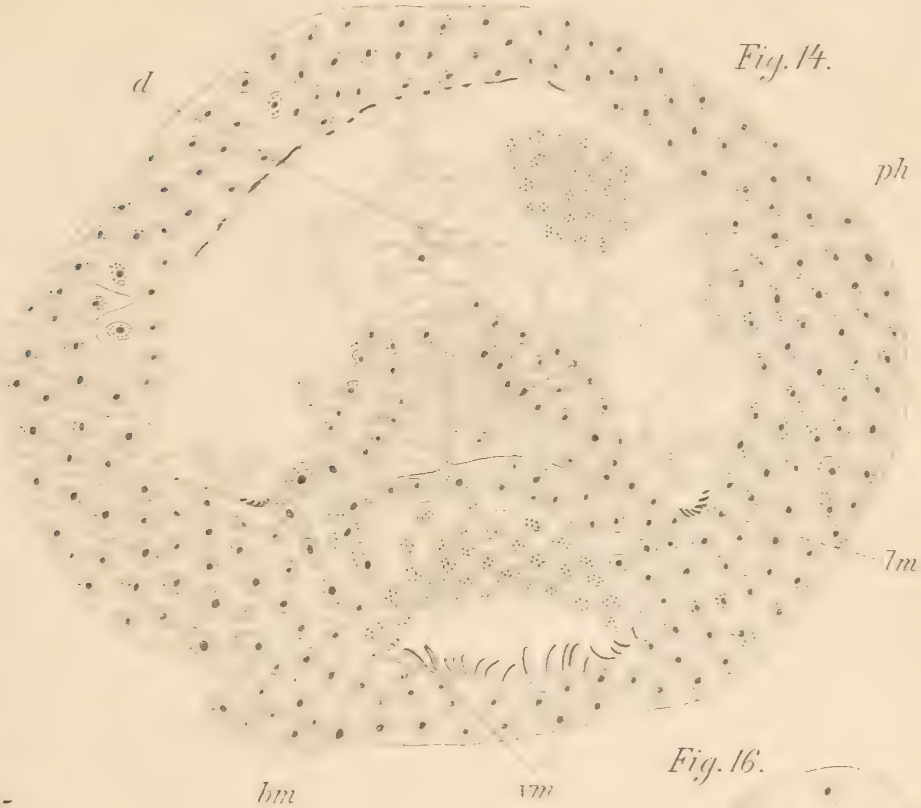


Fig. 14.

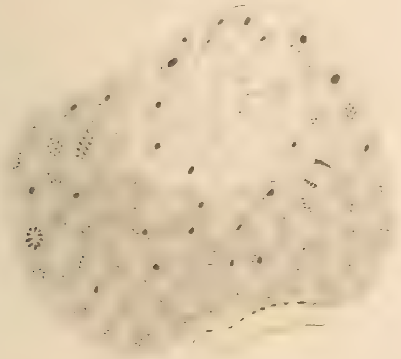


Fig. 15.

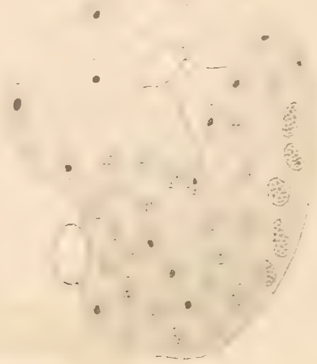


Fig. 16.

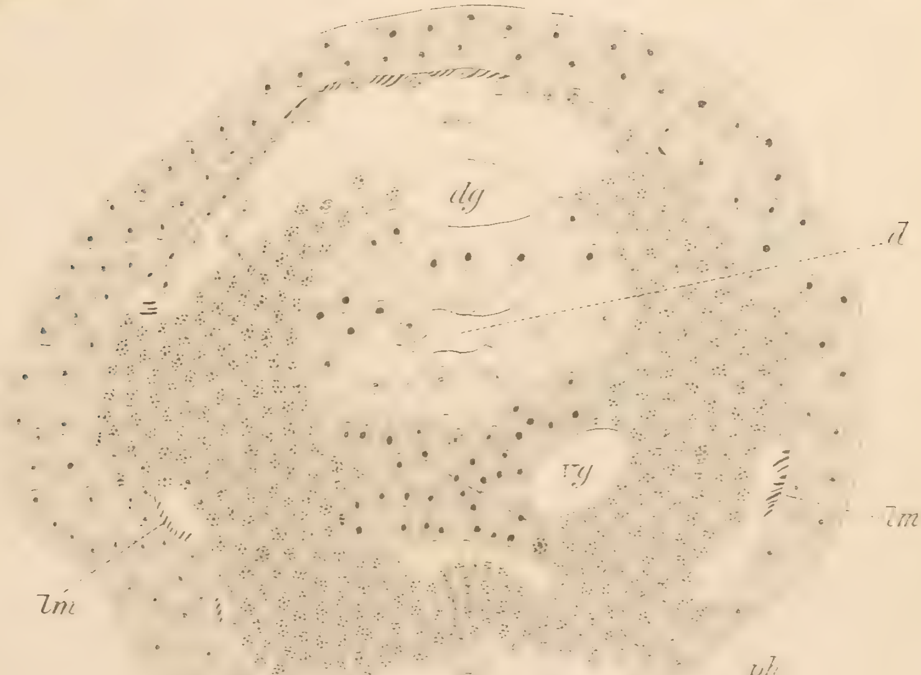
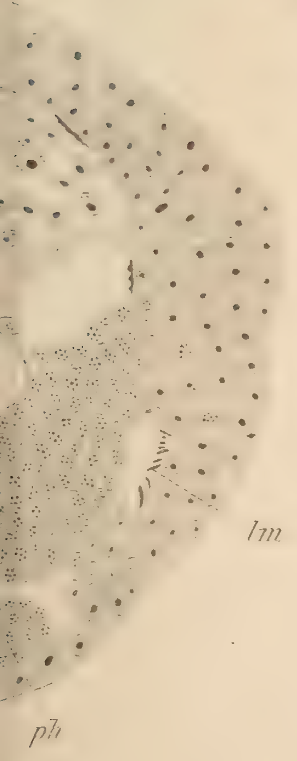


Fig. 13.
dg
d
rg
lm
lm
ph
bm
gk



ann u. Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 9.

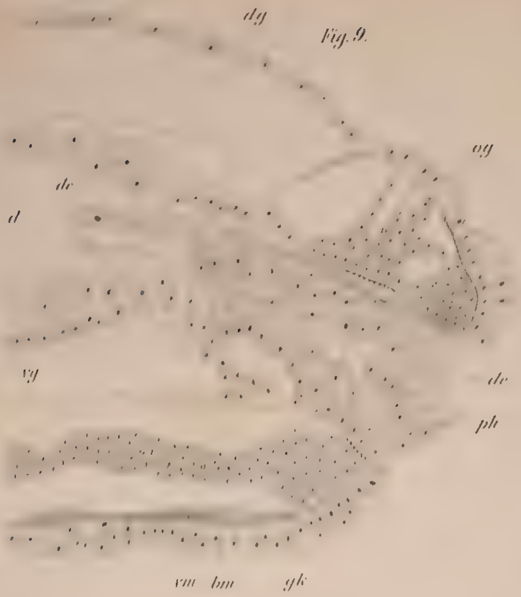

dg
og
dr
d
vg
dr
ph
vm
bm
gk

Fig. 10.

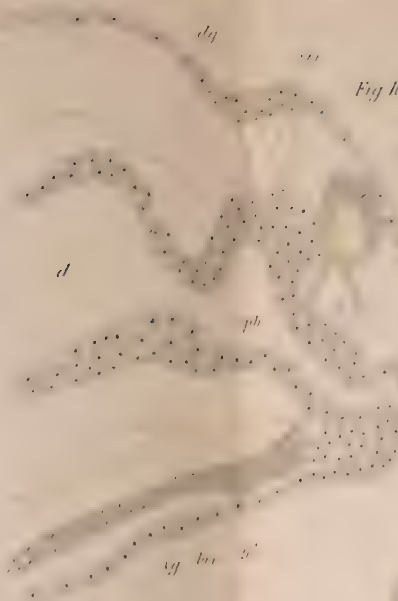

dg
og
dr
d
ph
vg
bm

Fig. 14.

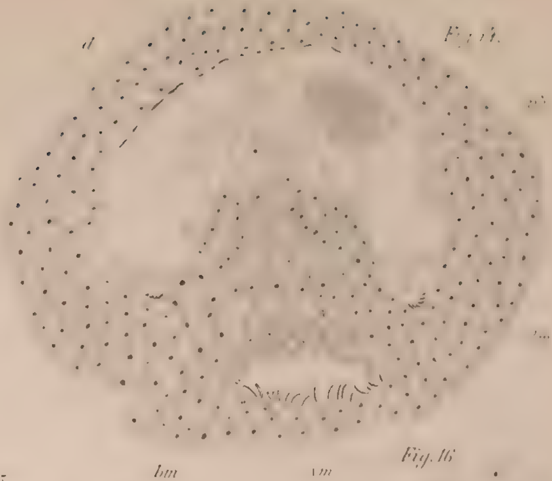


Fig. 15.

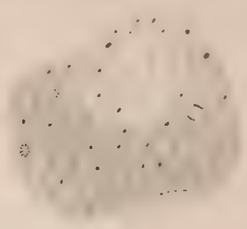


Fig. 16.

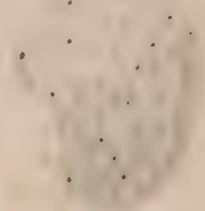


Fig. 11.

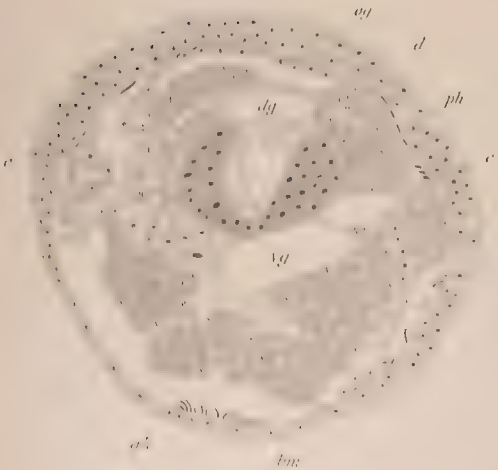

og
d
ph
c
c
dg
vg
bm

Fig. 12.

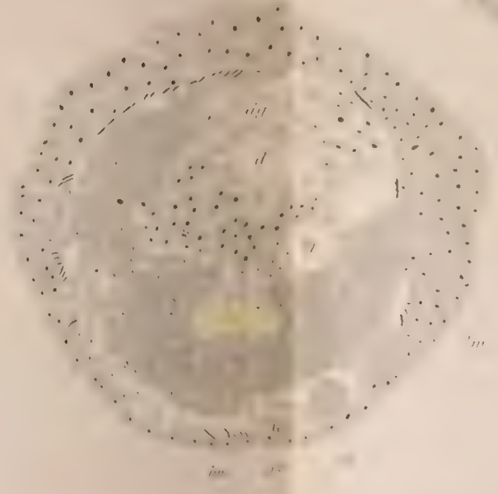
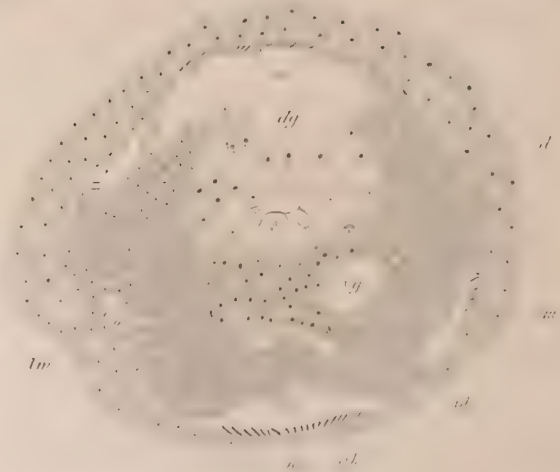


Fig. 13.



H. Wetzel gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig. 1.

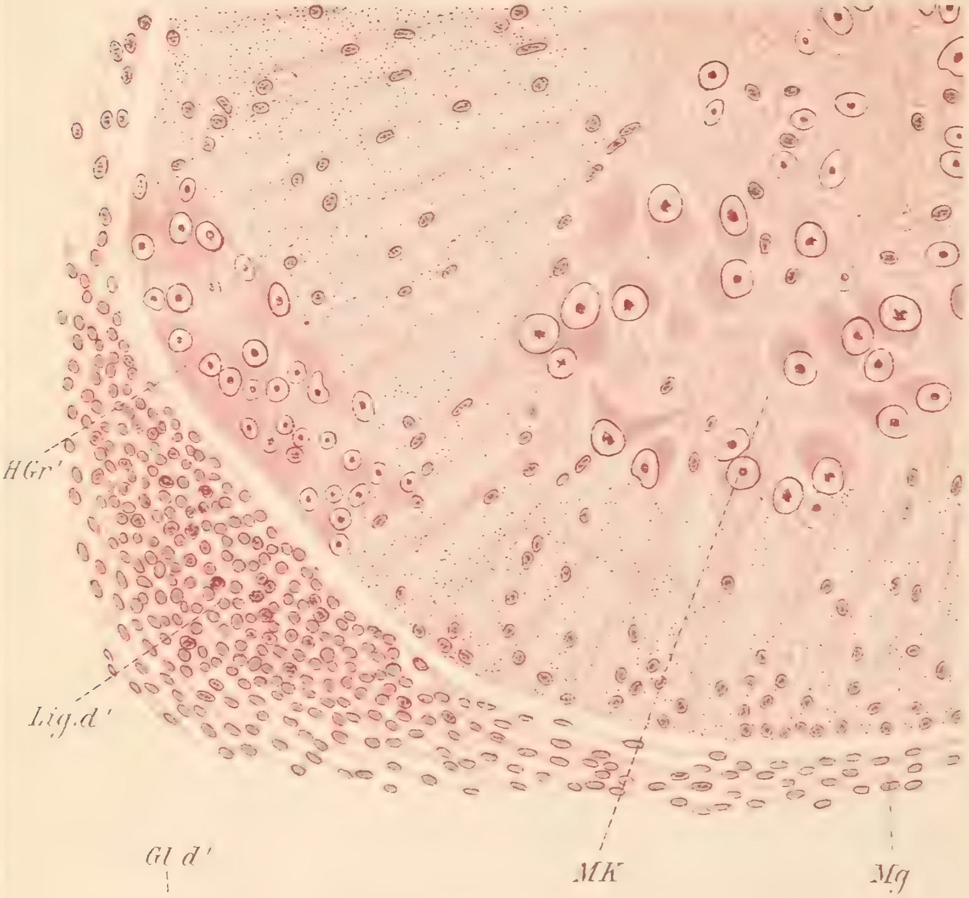

HGr'
Lig.d'
MK
Mg

Fig. 2.

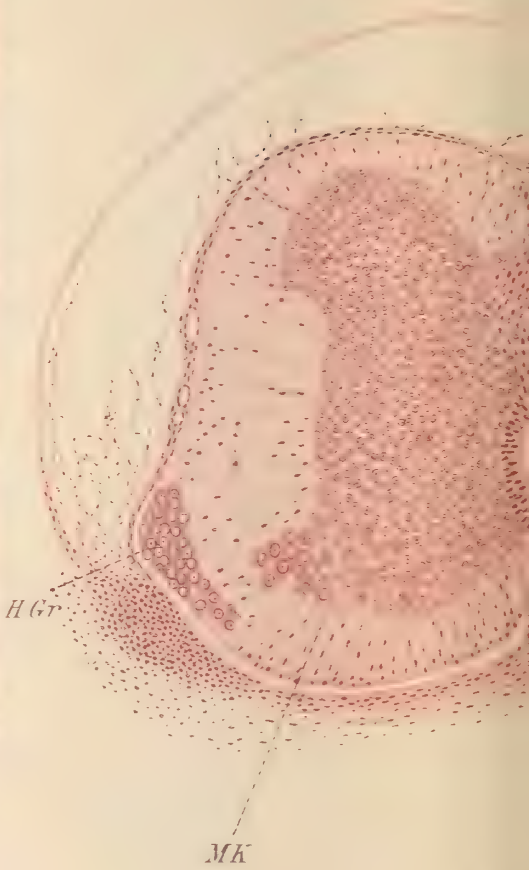
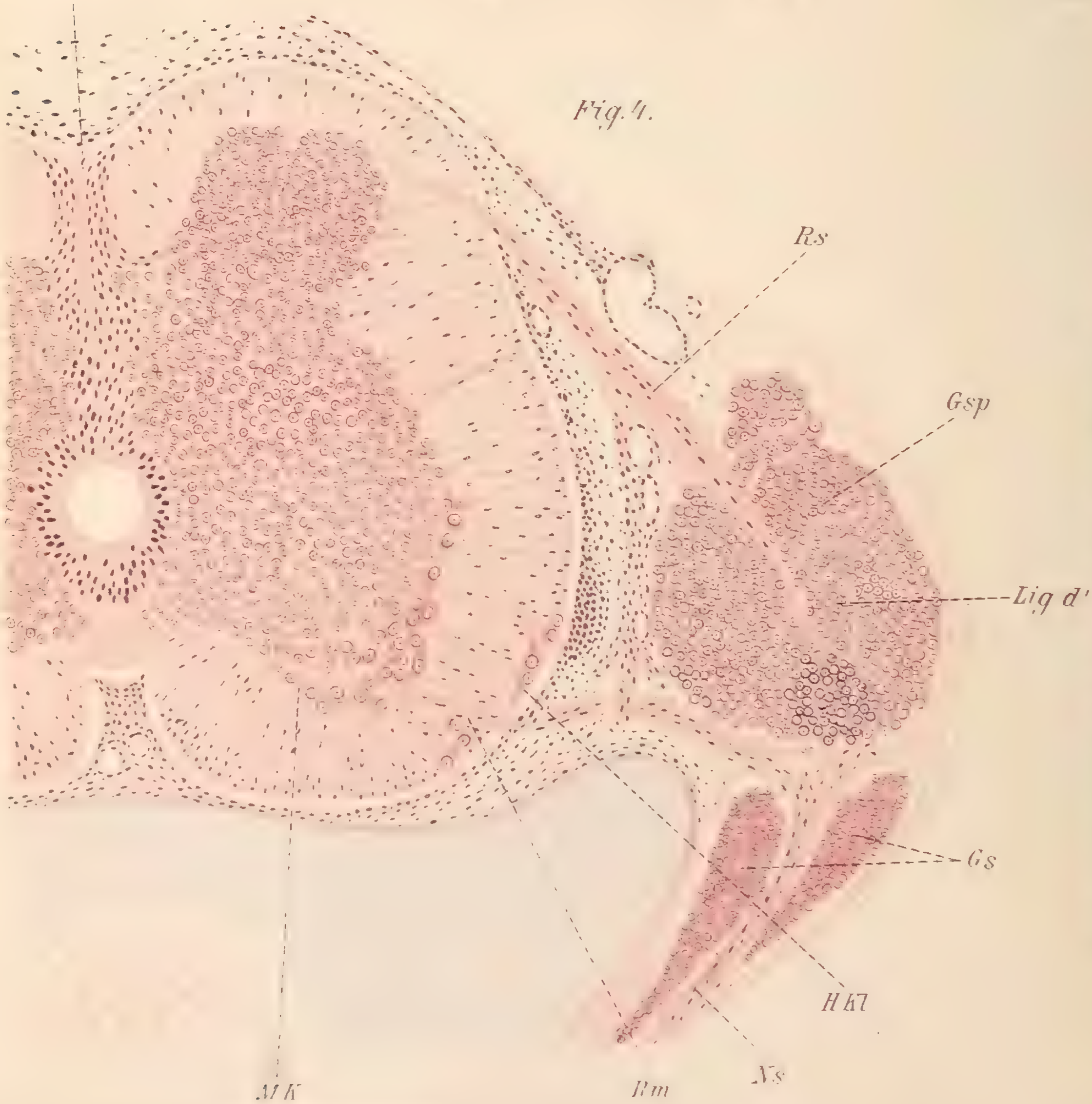
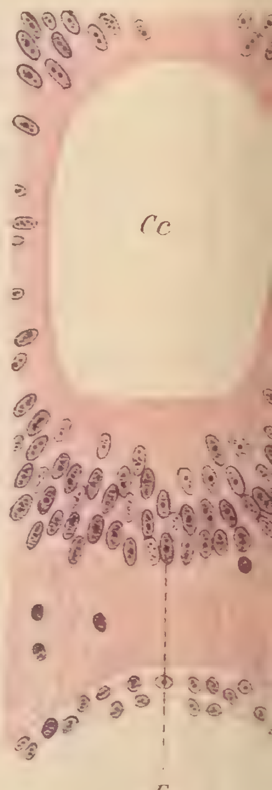


Fig. 4.


Gl d'
Rs
Gsp
Lig d'
Gs
HKl
MK
Rm
Ns



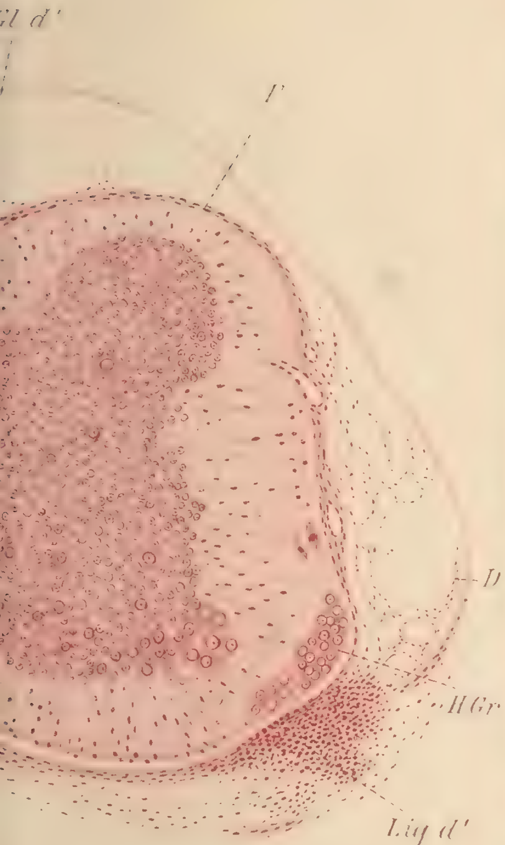
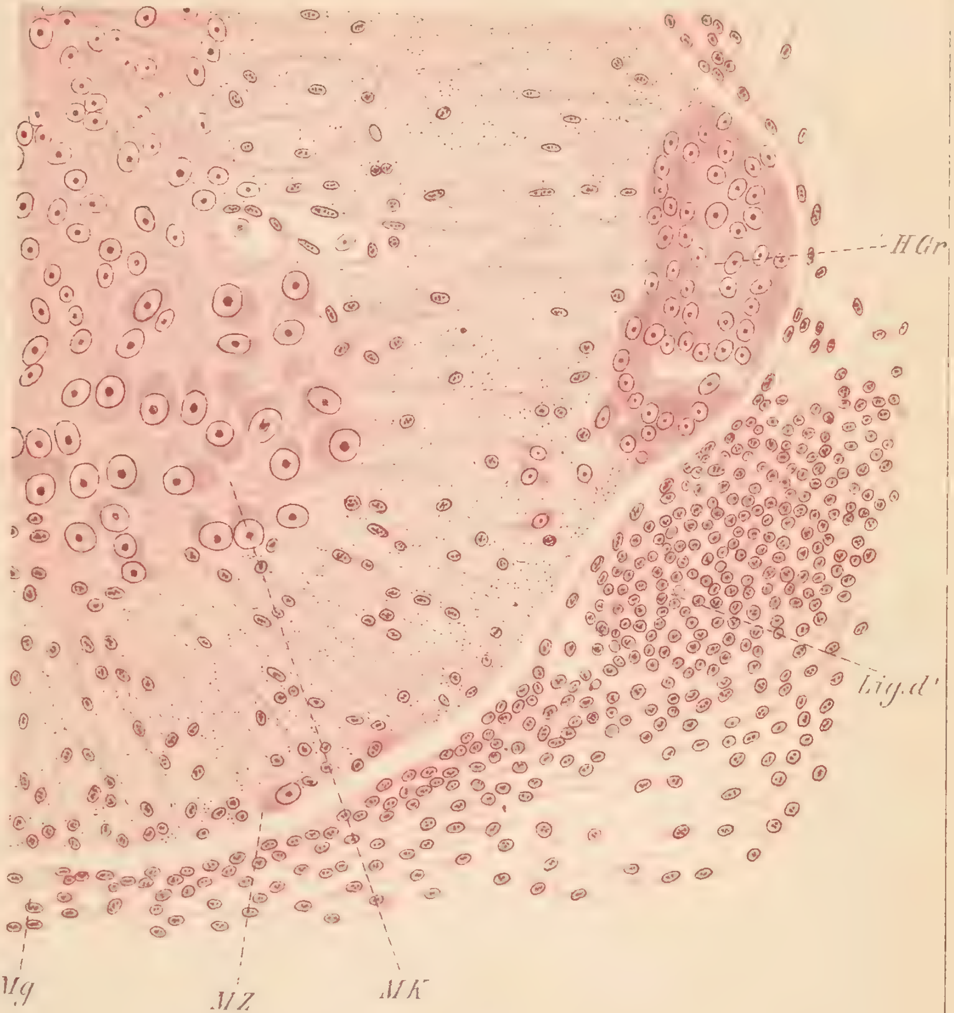

l d'
F
D
H Gr
Lig d'

Fig 3.


H Gr
Lig.d'
Mg
MZ
MK

.5.

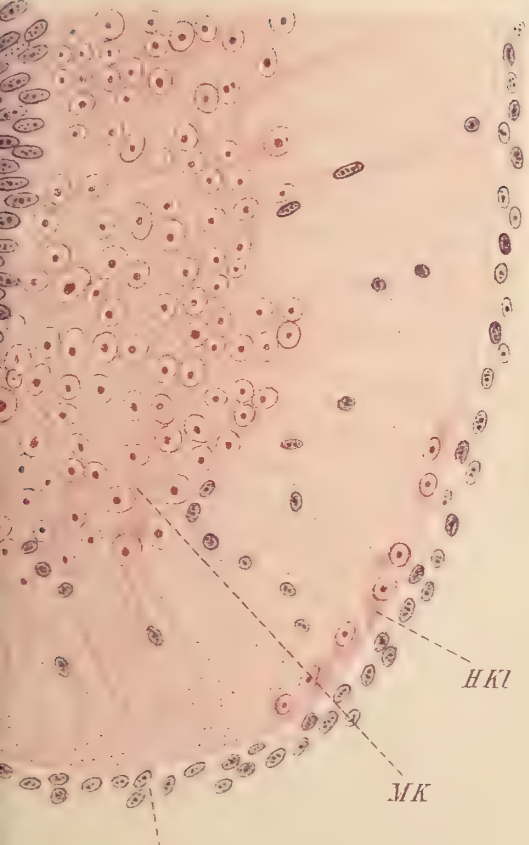
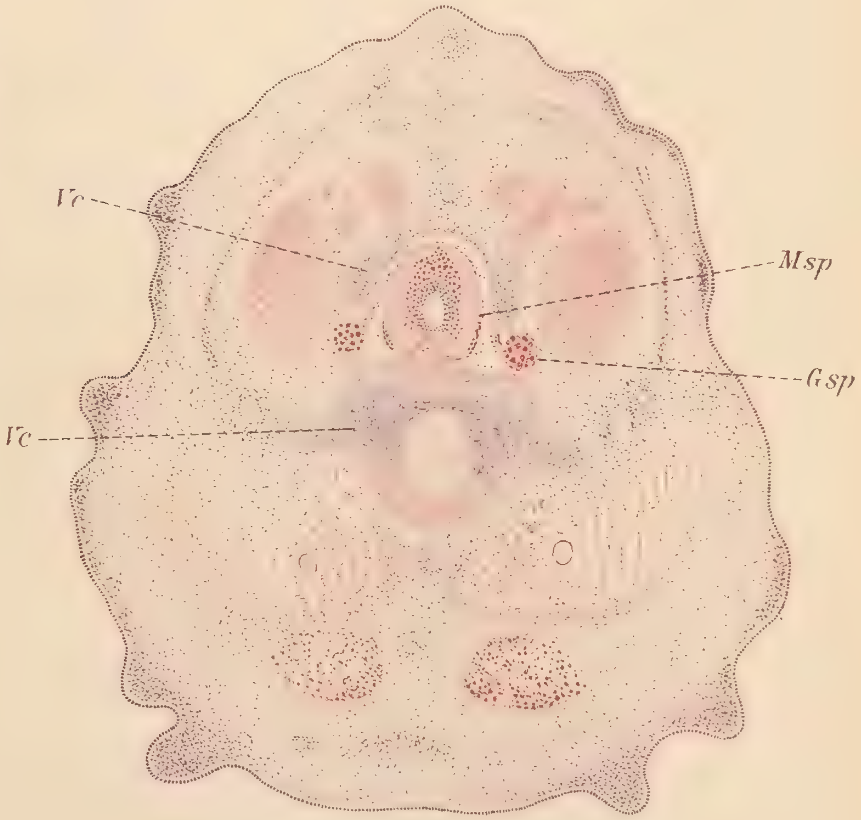


Fig. 6.


Vc
Msp
Gsp
Vc

mann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E.A. Funke Leipzig.

Fig. 1.

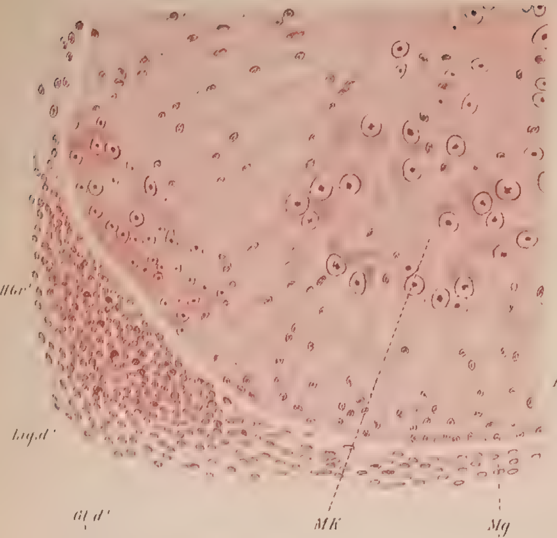

HGr
Lig.d'
MK
Mg

Fig. 2.

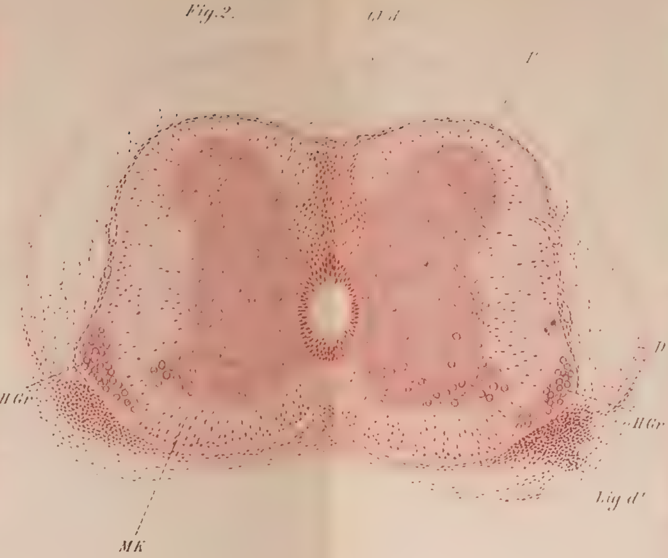

Gl d
F
D
HGr
HGr
Lig d'
MK

Fig. 3.

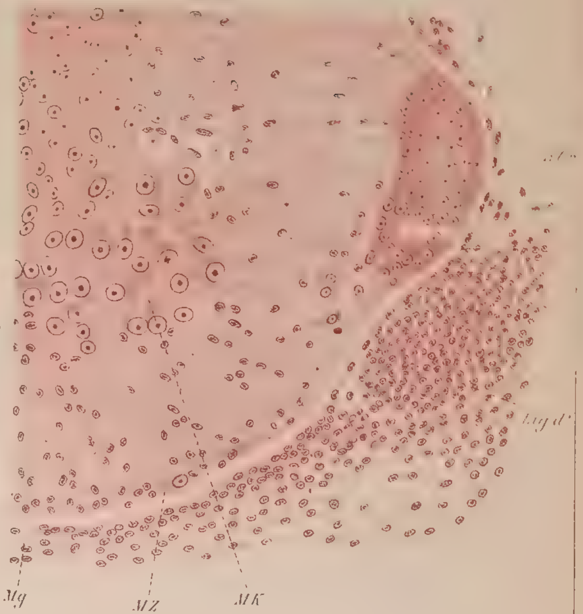

Lig d'
Mg
MZ
MK

Fig. 4.

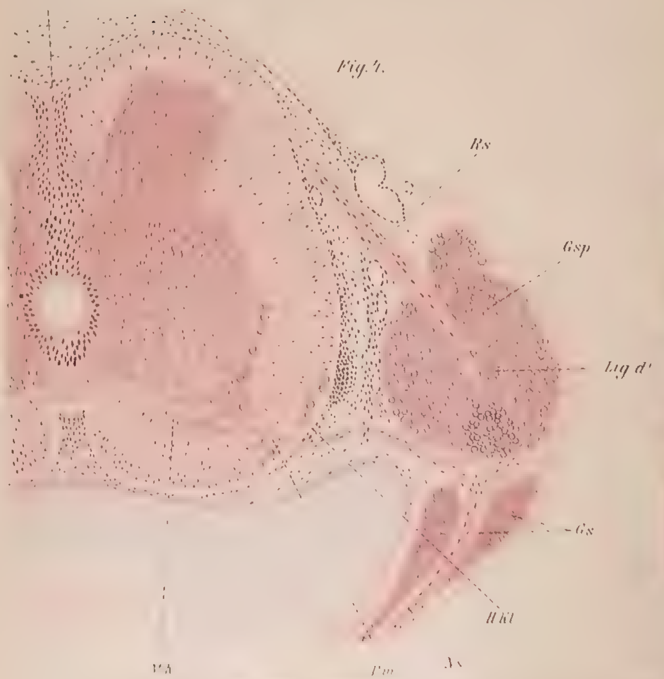

Gl d'
Rs
Gsp
Lig d'
Gs
HKl
Pm

Fig. 5.

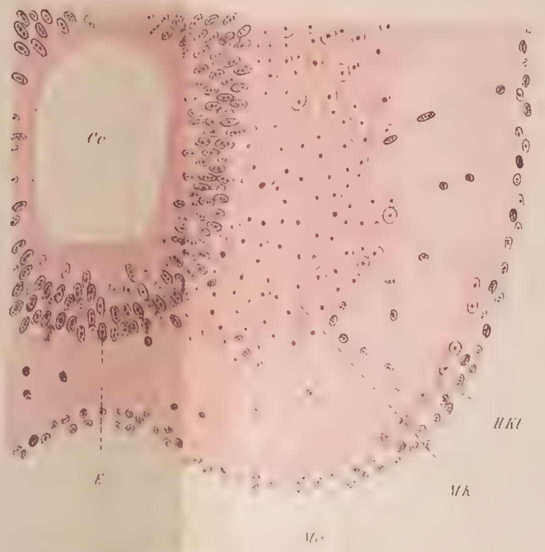
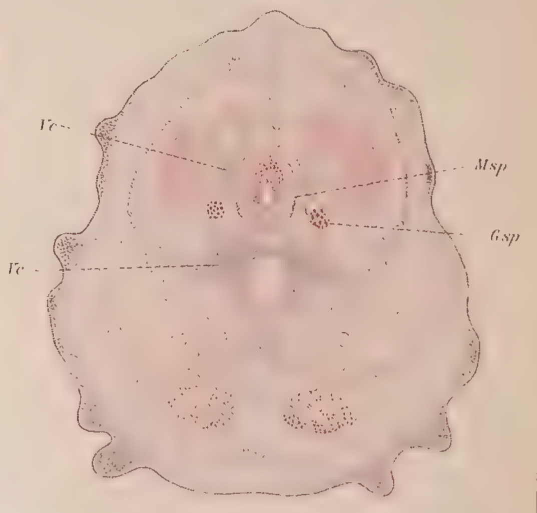
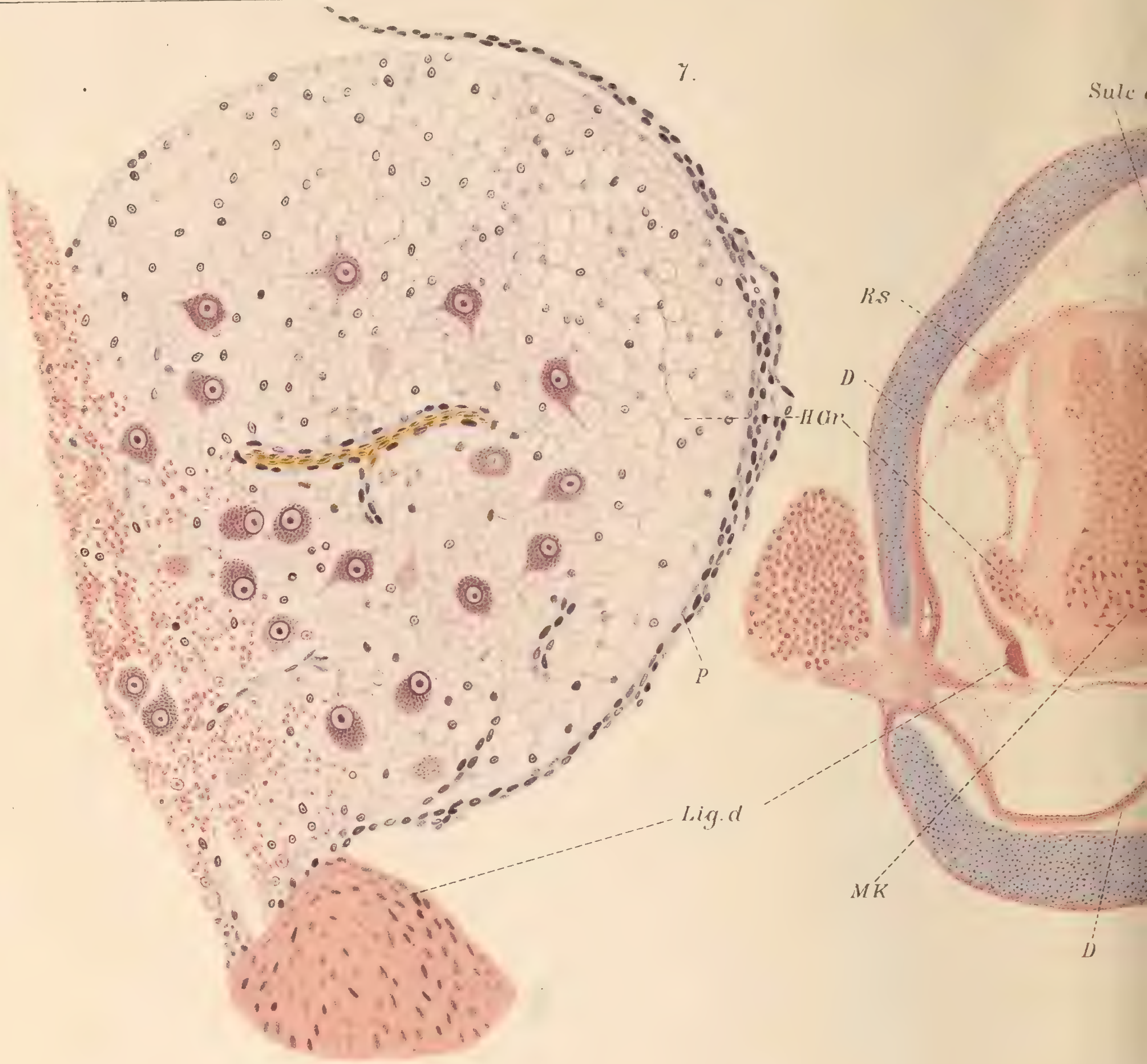
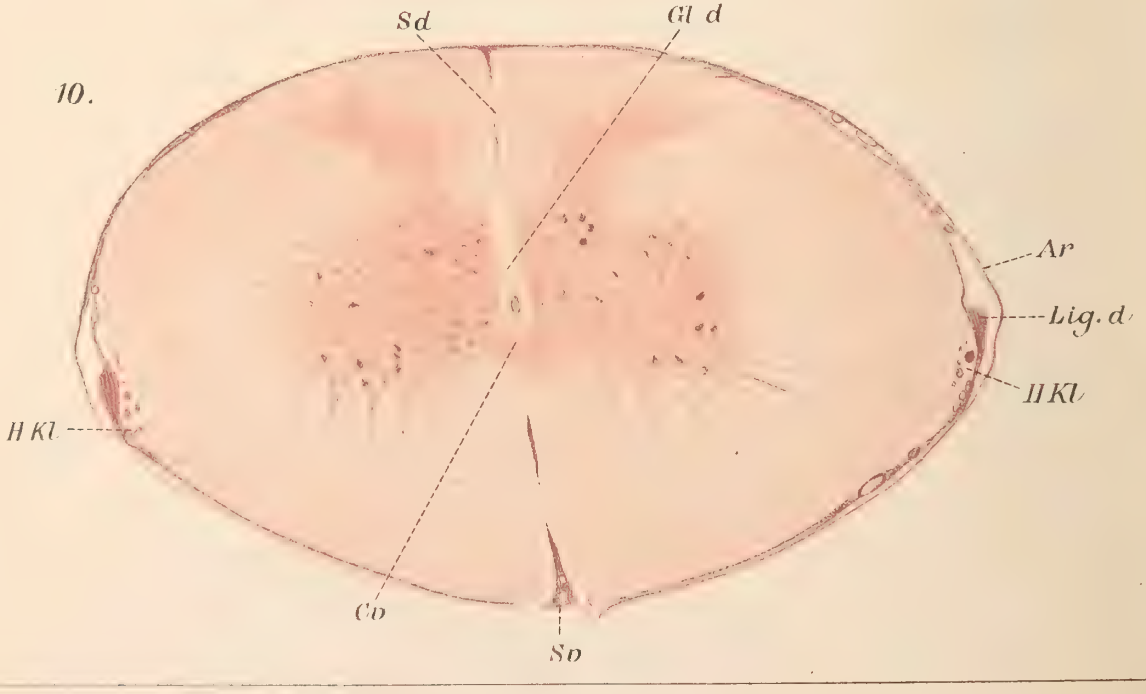


Fig. 6.

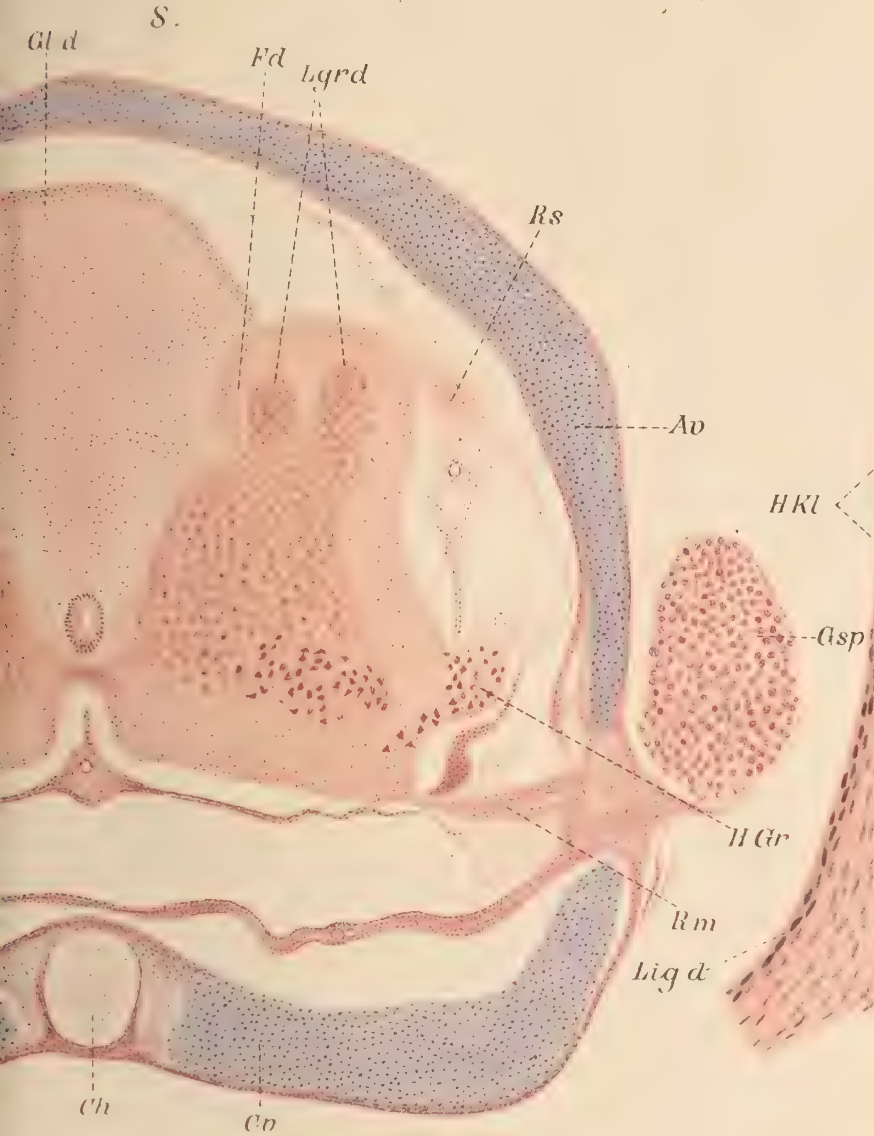

Vc
Msp
Gsp
Vc


7.
Sulc
Rs
D
H Gr
P
Lig. d
MK
D

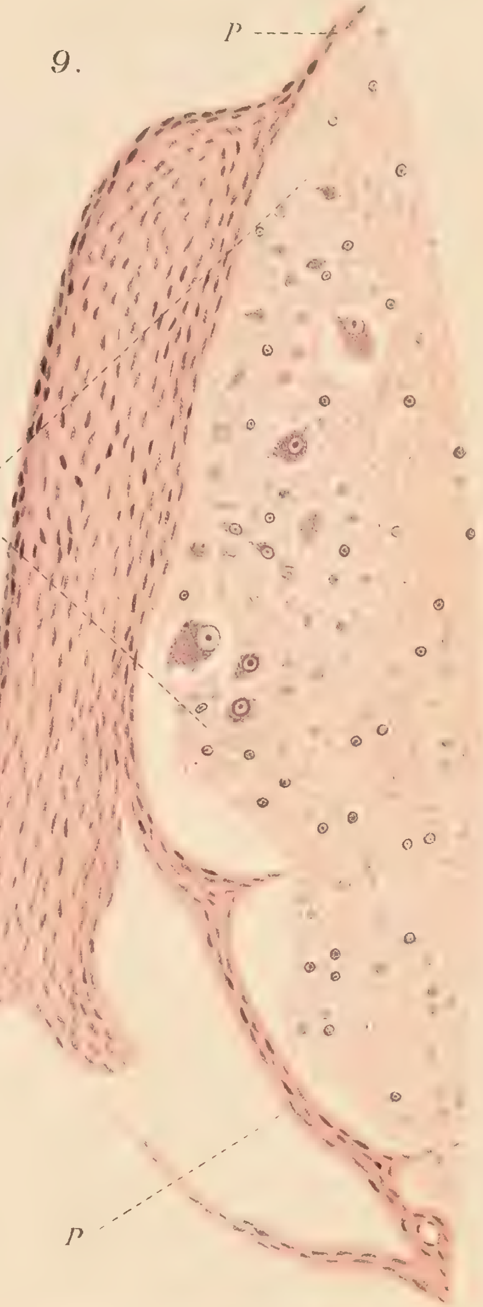

10.
Sd
Gl d
Ar
Lig. d
H Kl
H Kl
Cv
Sv

Verlag v. Wi

8.

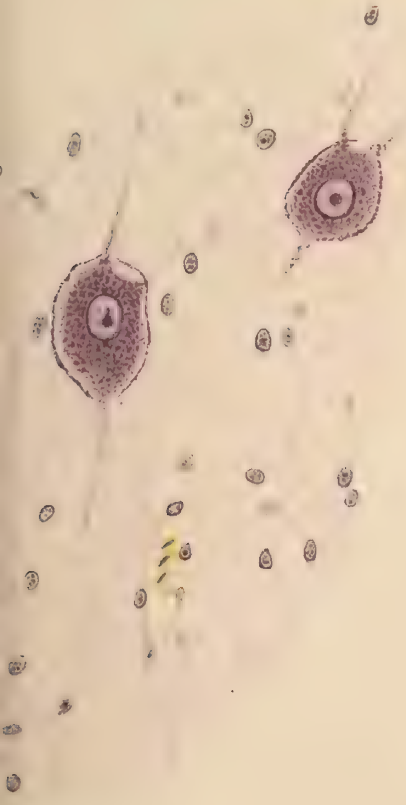

Gl d
Fd
Lgrd
Rs
Av
Gsp
H Gr
Rm
Ch
Cn

9.

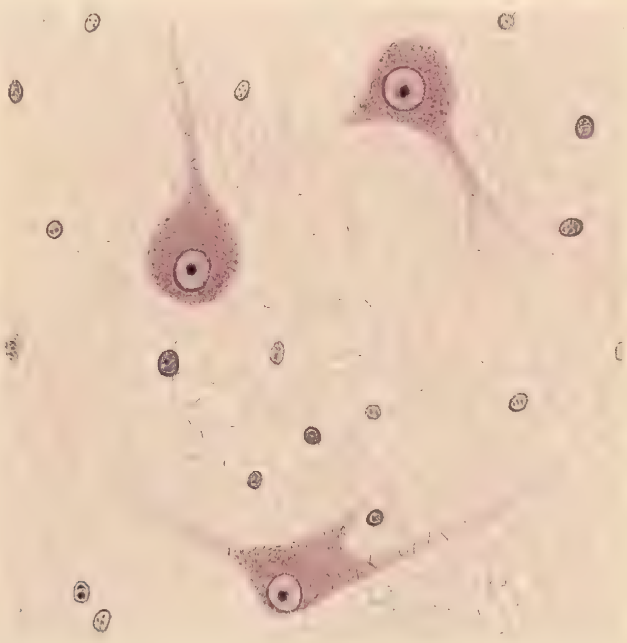


11.

B.



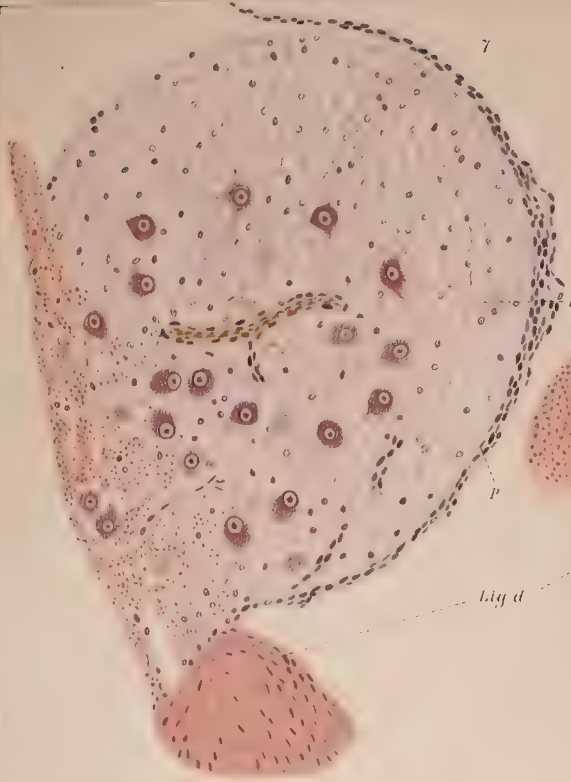
A.



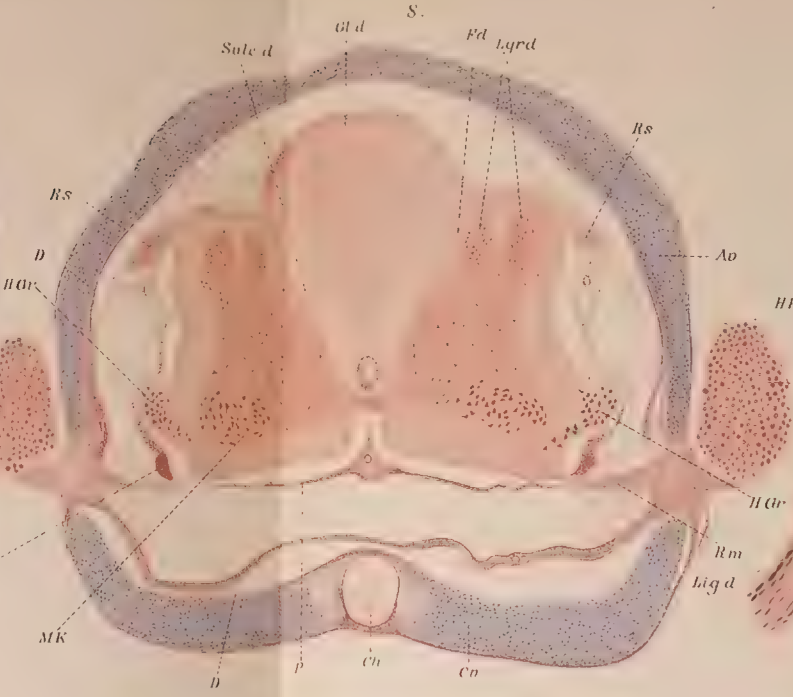
gelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

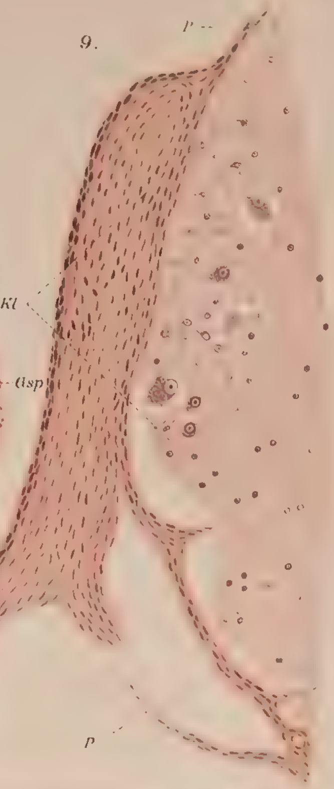
7.



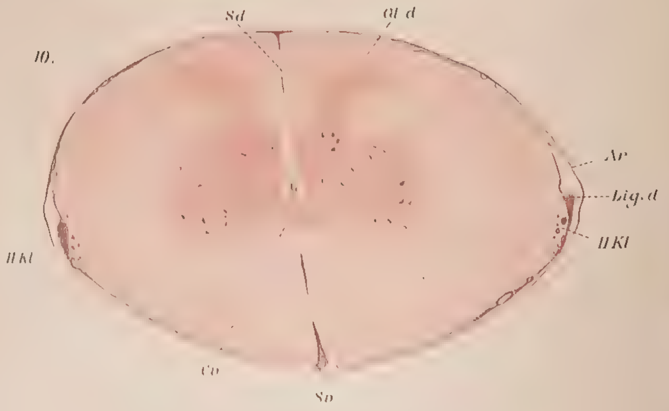
8.


S.
Sulc d
Gl d
Fd
Lyrd
Rs
Rs
D
Av
Gsp
H Gr
Rm
Lig d
MK
D
p
Ch
Cv

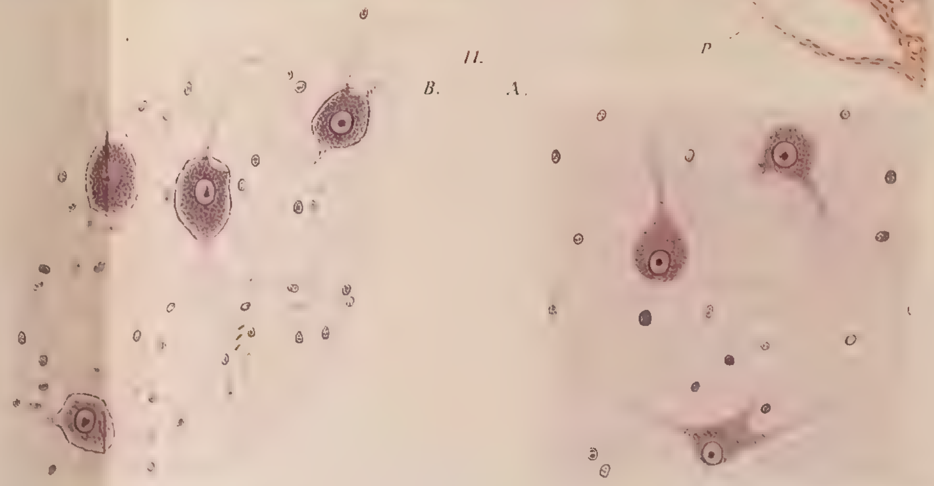
9.



10.

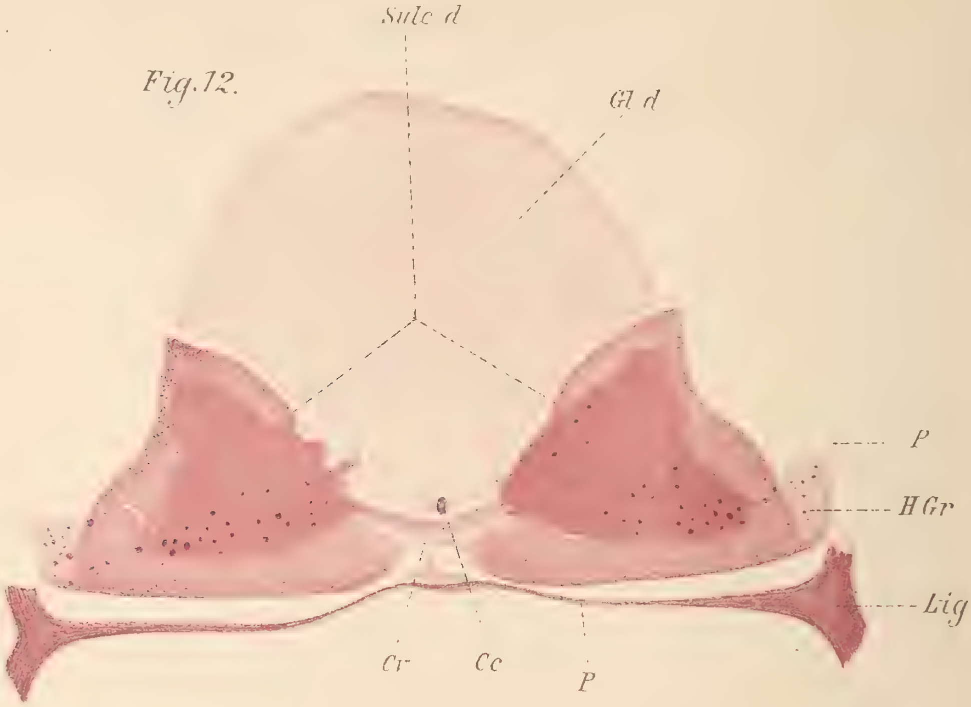

Sd
Gl d
Av
Lig. d
HKl
HKl
Cv
Sv

11.



Wilhelm Engelmann

Fig. 12.


Sulc d
Gl d
P
H Gr
Lig d
Cr
Cc
P

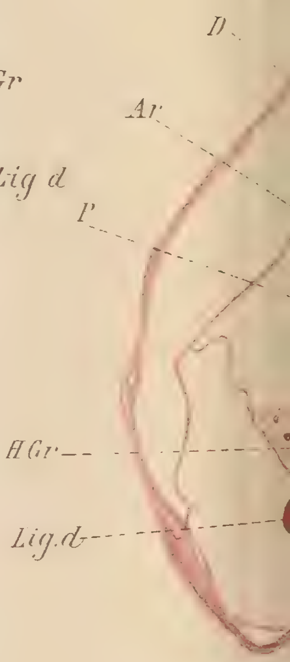

D
Ar
P
H Gr
Lig. d

Fig. 14.

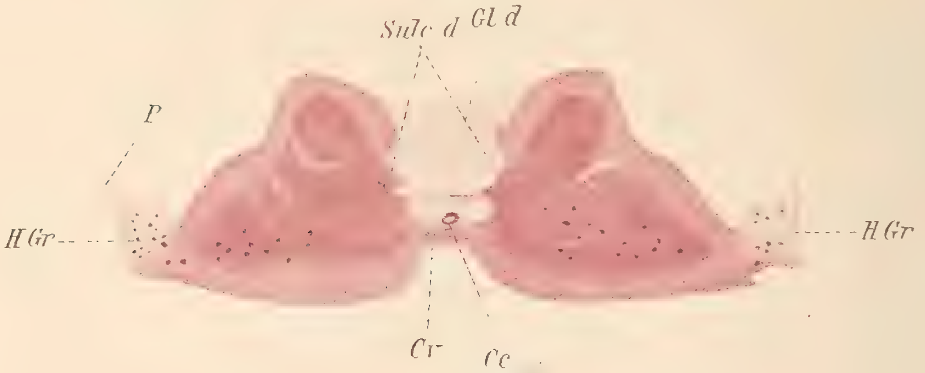
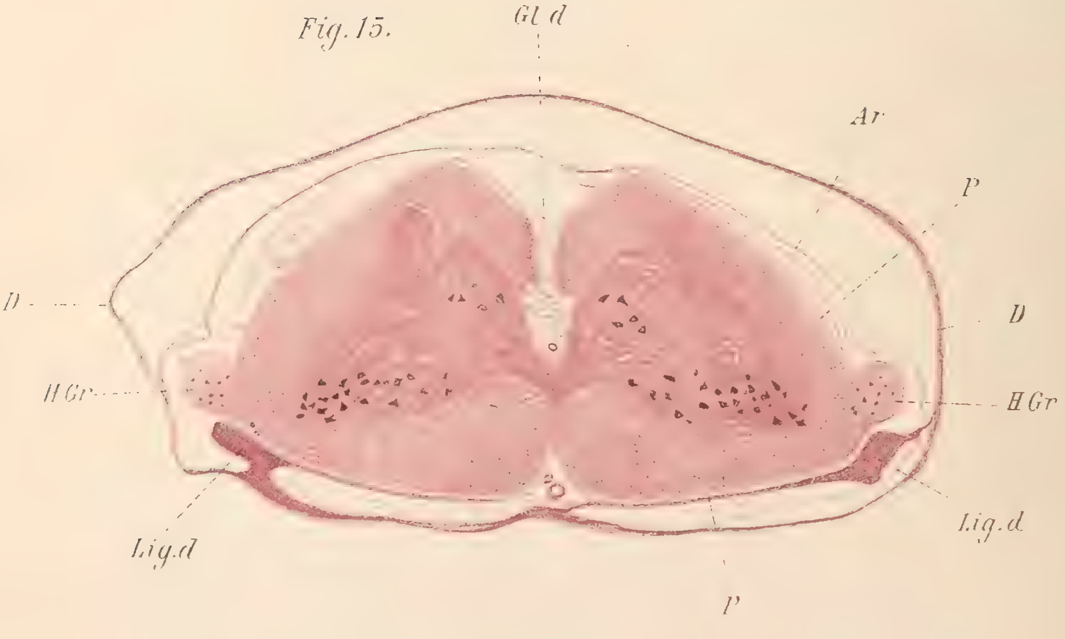

Sulc d
Gl d
P
H Gr
H Gr
Cr
Cc

Fig. 15.


Gl d
Ar
P
D
D
H Gr
H Gr
Lig. d
Lig. d
P

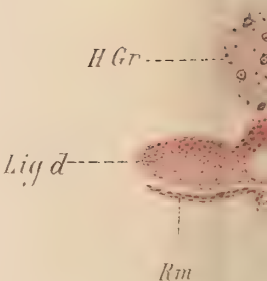


Fig. 12.

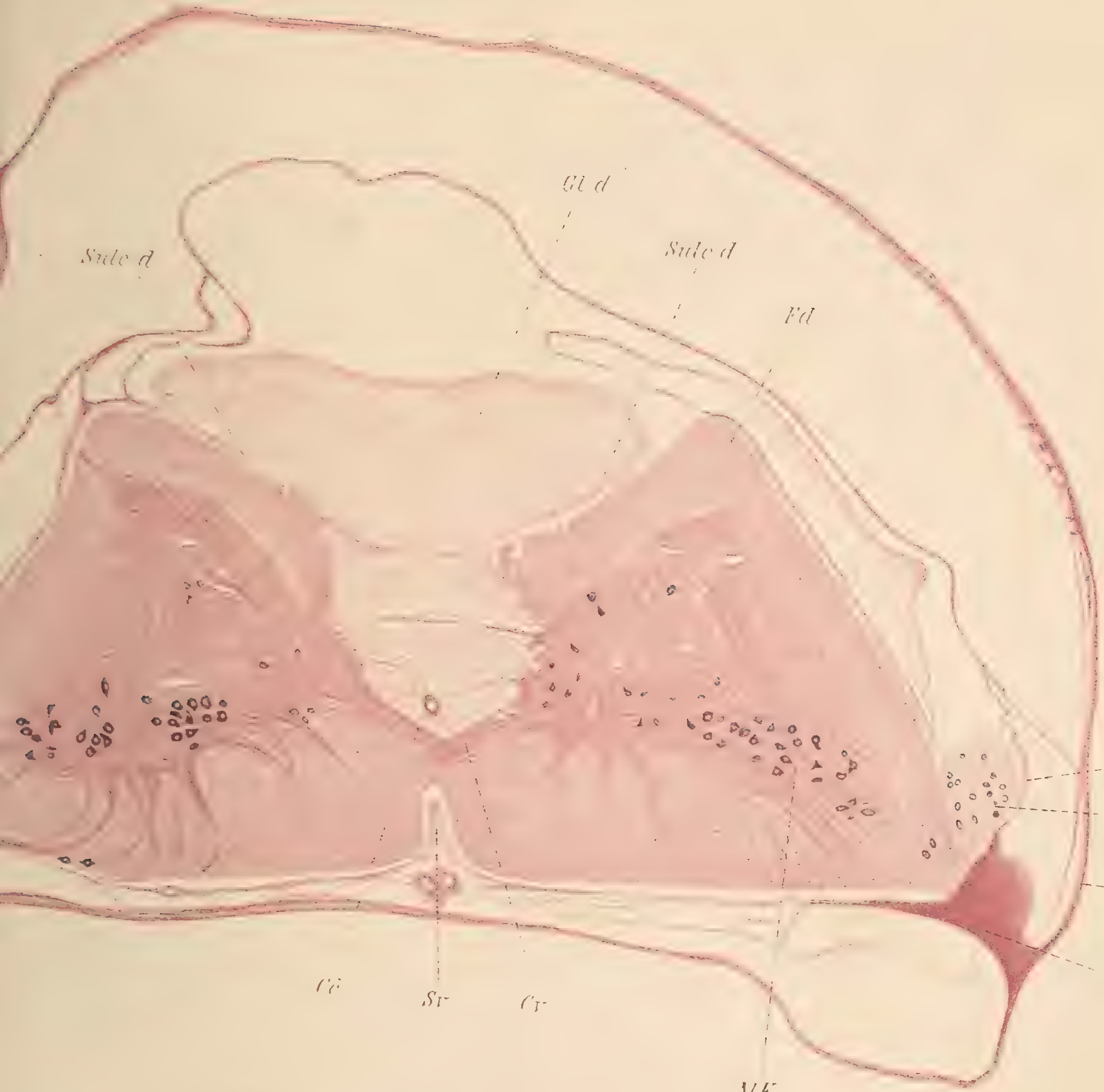
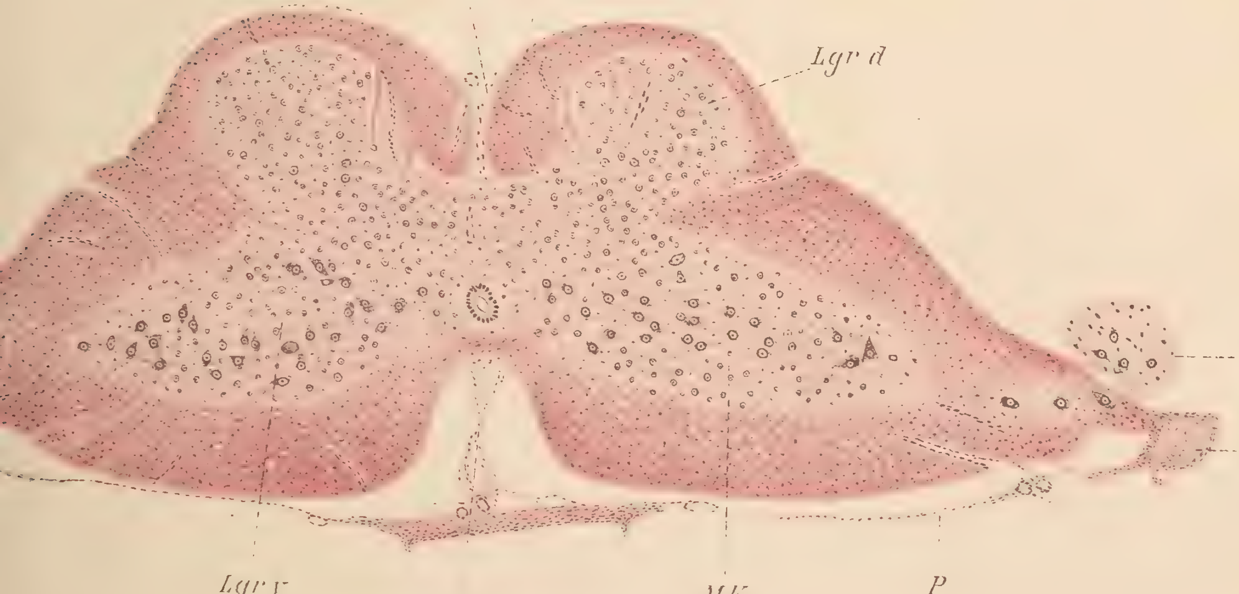

Sulc d
Gl d
Sulc d
Fd
P
H Gr
D
Lig d
Cr
Sr
Cr
MK

Fig. 16.


Sd
Fd
Lgr d
H Gr
Lig d
Lgr v
Sr
MK
P

ann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 12.

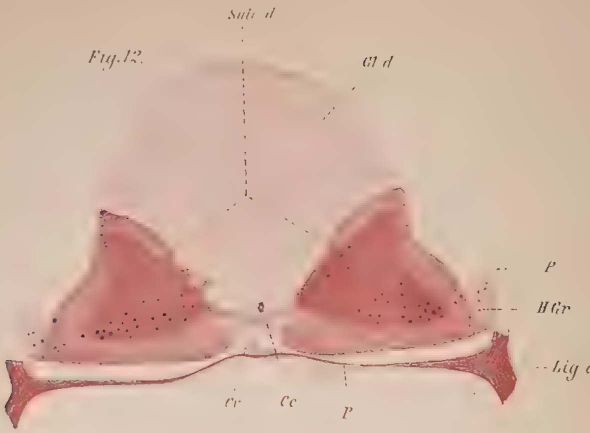

Sulc d
Gl d
P
H Gr
Lig d
Cr
Cc
P

Fig. 13.

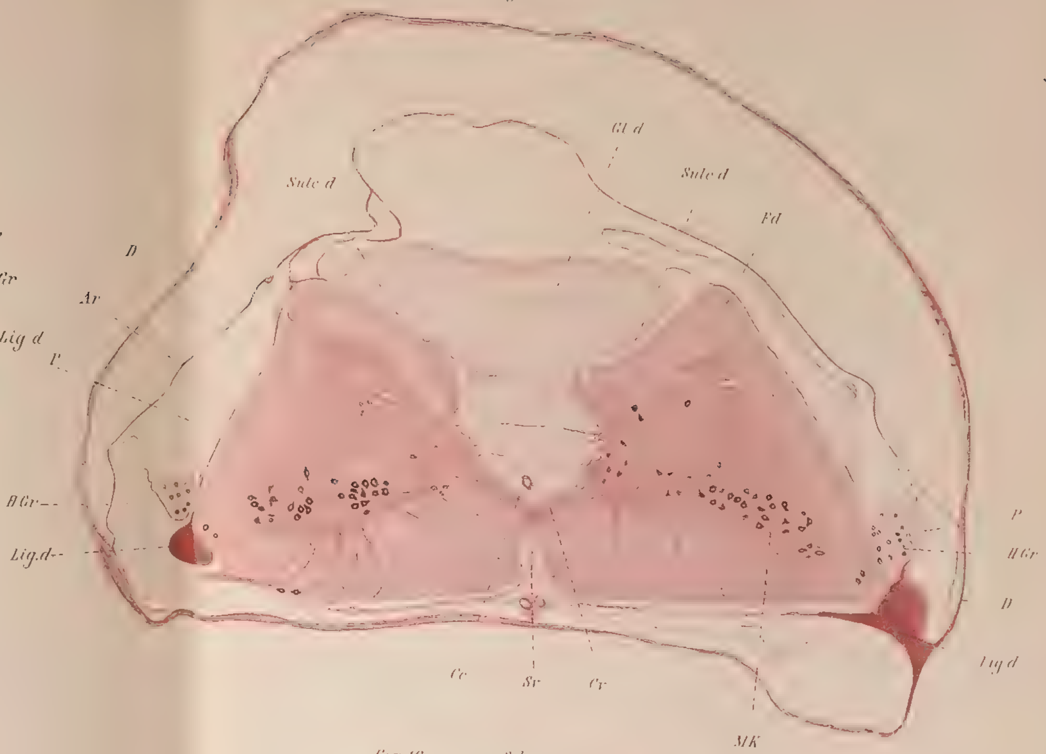

Gl d
Sulc d
Sulc d
Fd
D
Ar
P
H Gr
Lig. d
P
H Gr
D
Lig d
Cc
Sr
Cr
MK

Fig. 14.

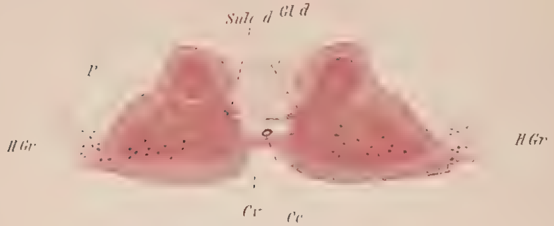

Sulc d
Gl d
P
H Gr
H Gr
Cr
Cc

Fig. 15.

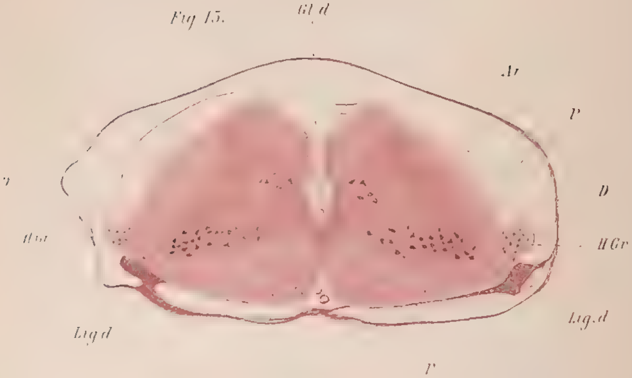
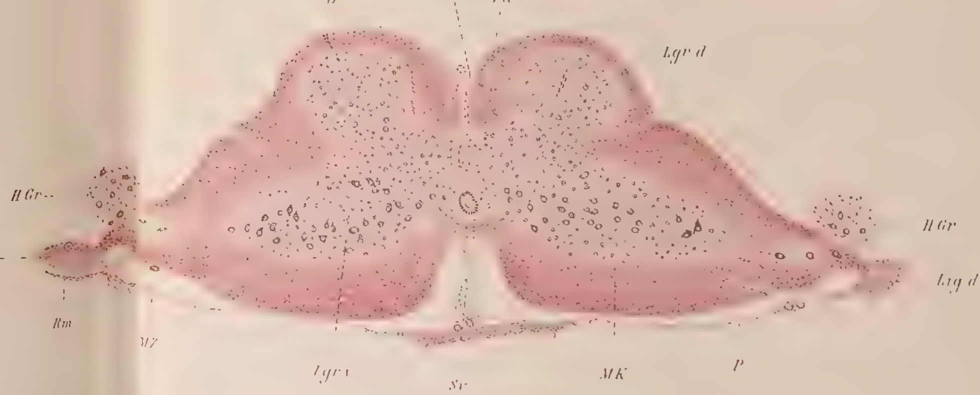
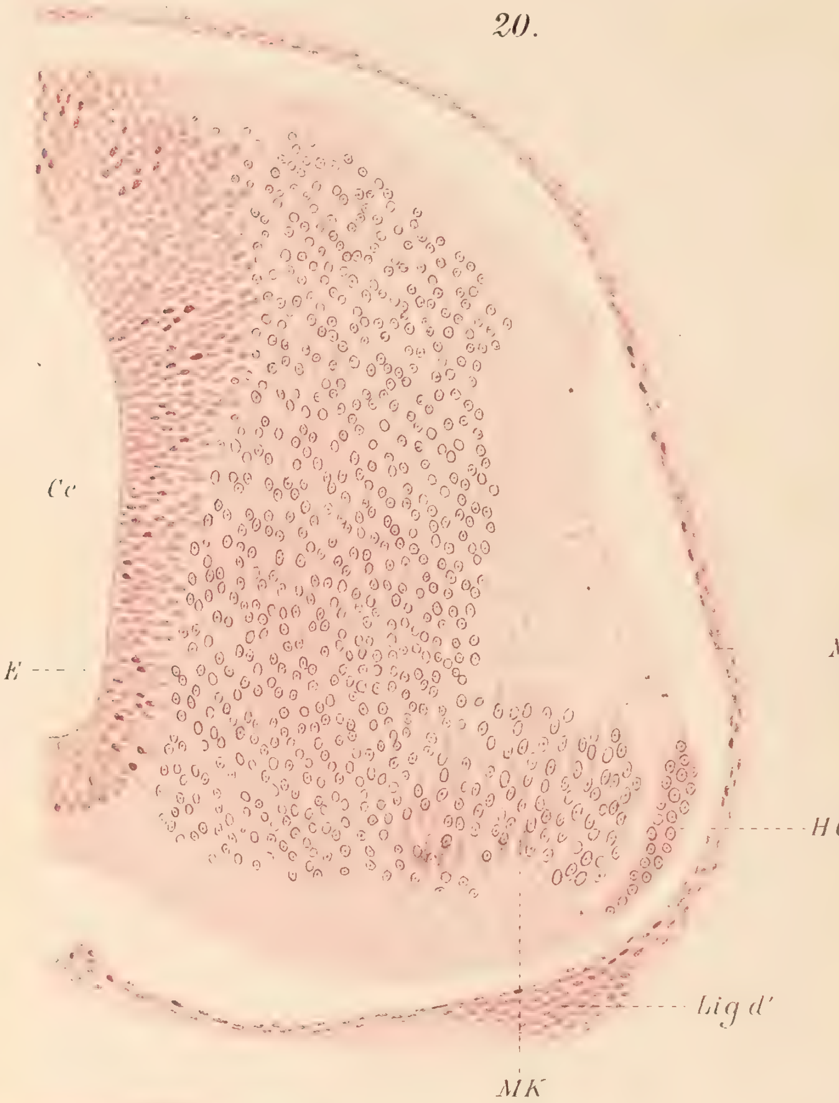

Gl d
Ar
P
D
H Gr
H Gr
Lig d
Lig. d
P

Fig. 16.

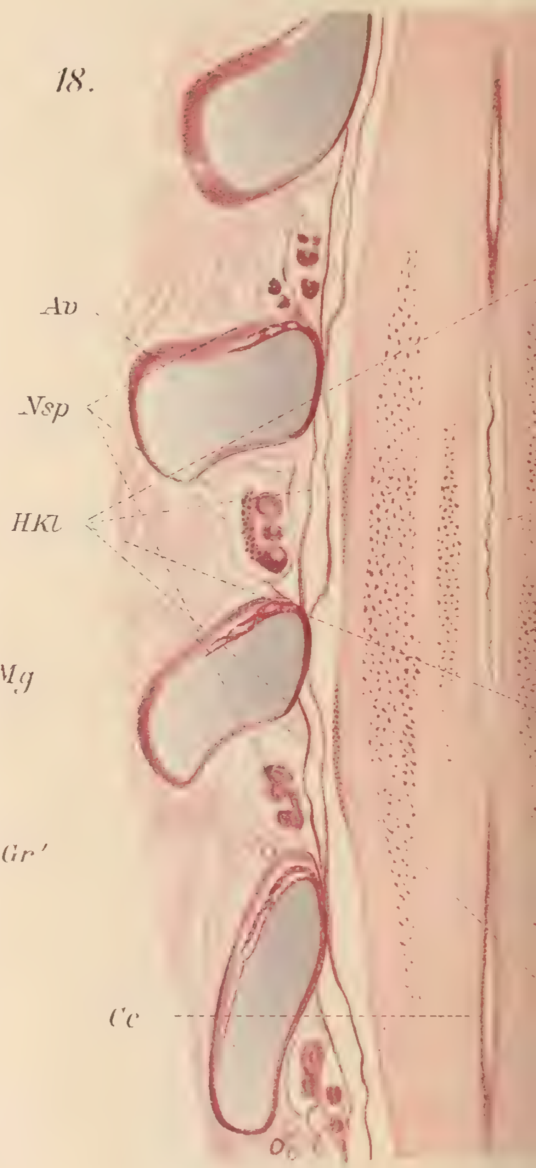

Sd
Fd
Lgr d
H Gr
Lig d
H Gr
Lig d
Rm
MZ
Lgr v
Sr
MK
P

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

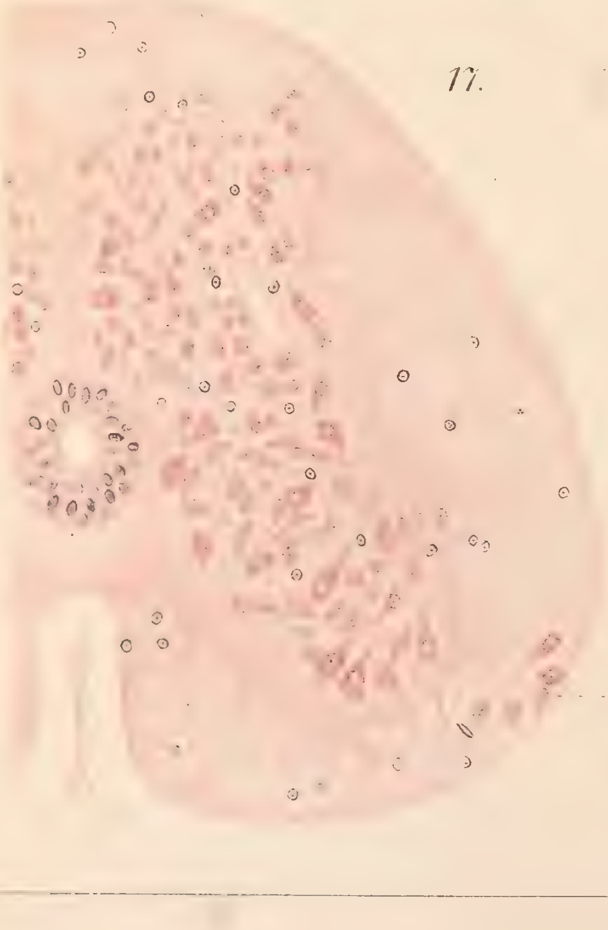
20.


Cc
E
Mg
HGr'
Lig d'
MK

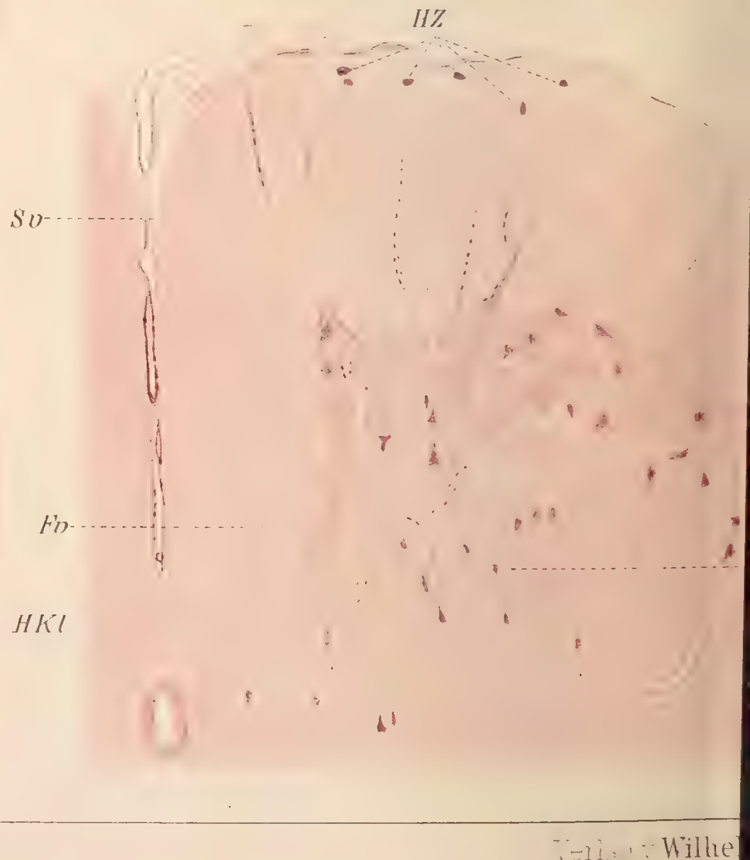
18.

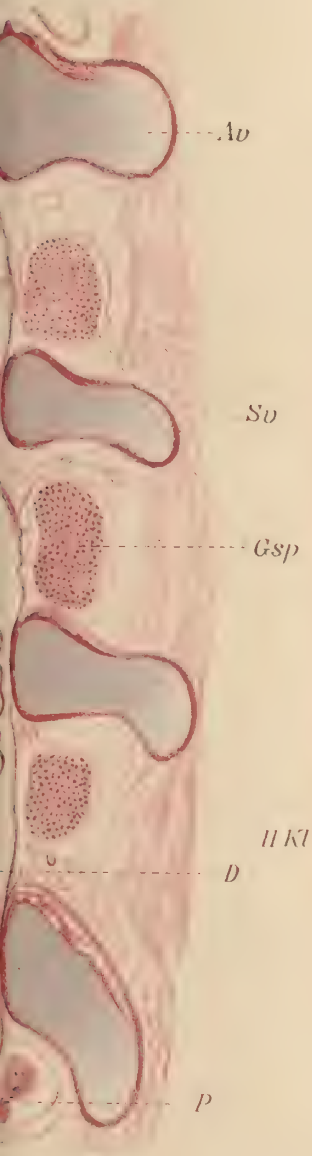

Av
Nsp
HKl
Cc

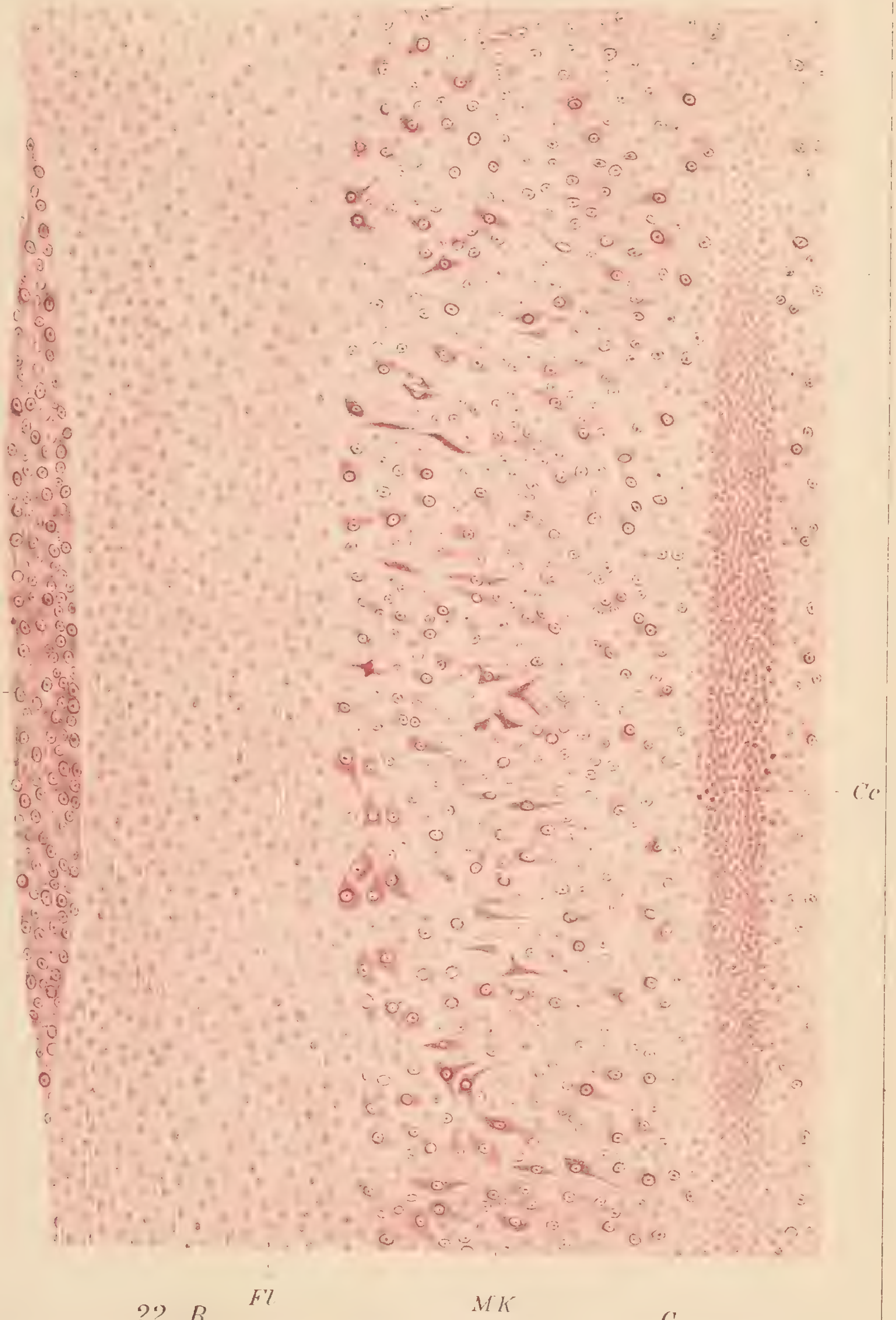
17.



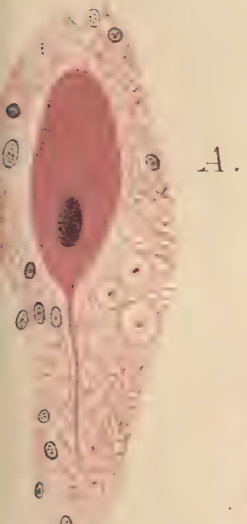
21.





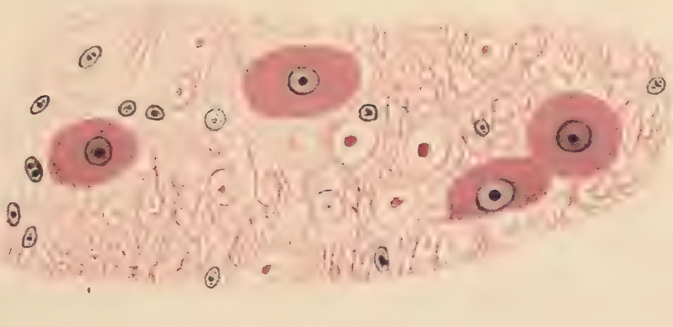


19.

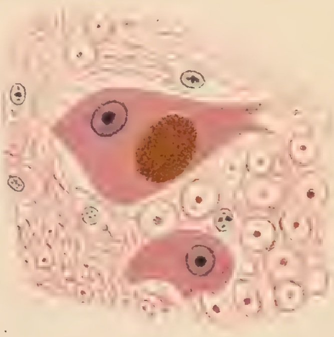


A.

22. B.

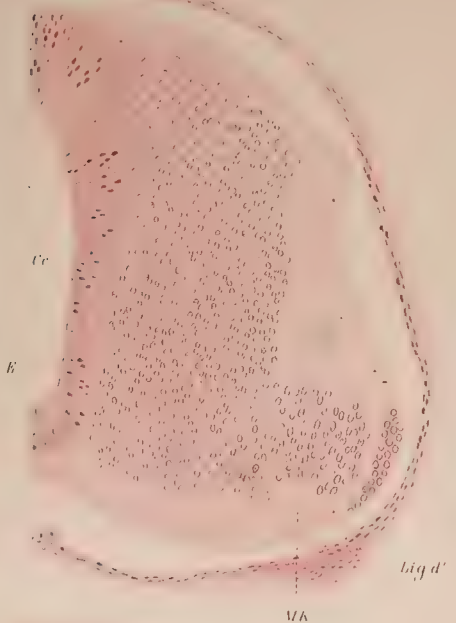


C.

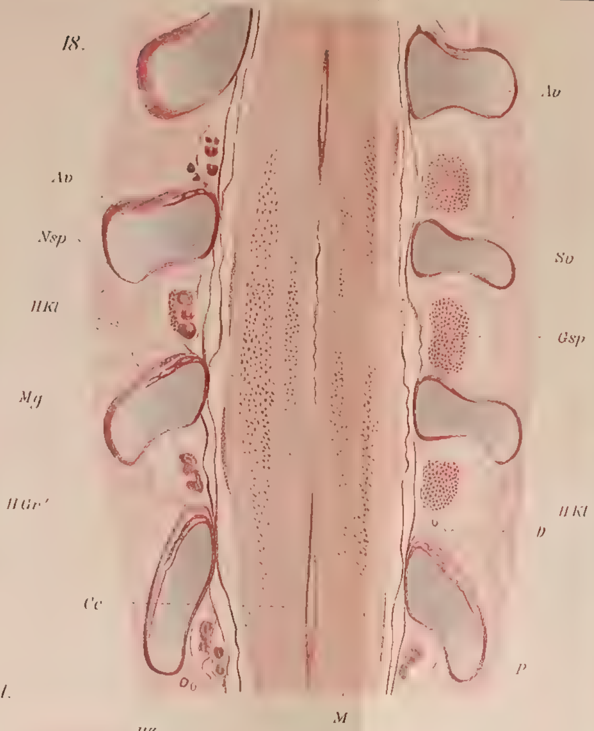


nann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

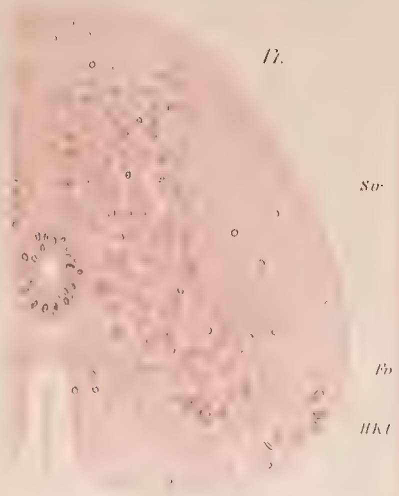
20.



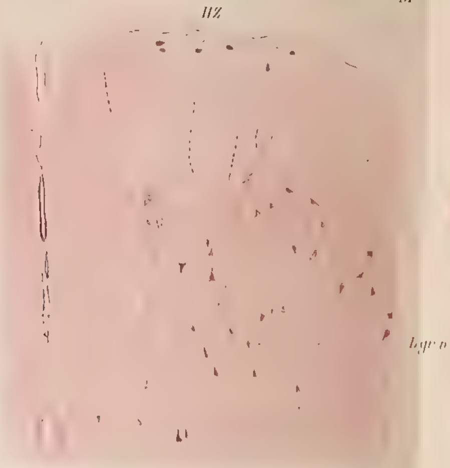
18.


Av
Nsp
HKl
Mg
HGr'
Cc
Av
Sv
Gsp
HKl
D
P
M

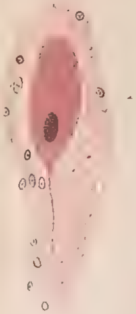
17.



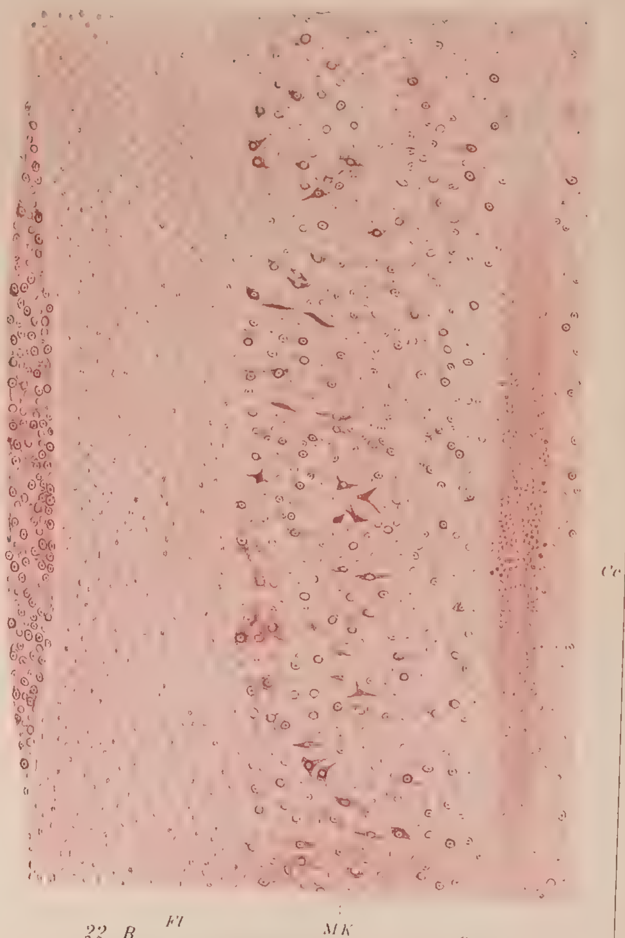
21.



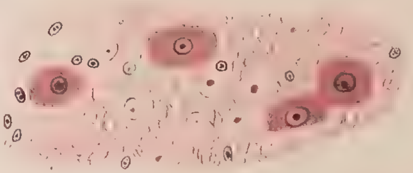
A.



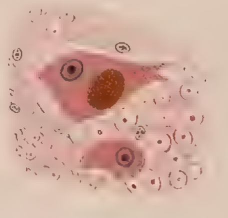
19.



22 B



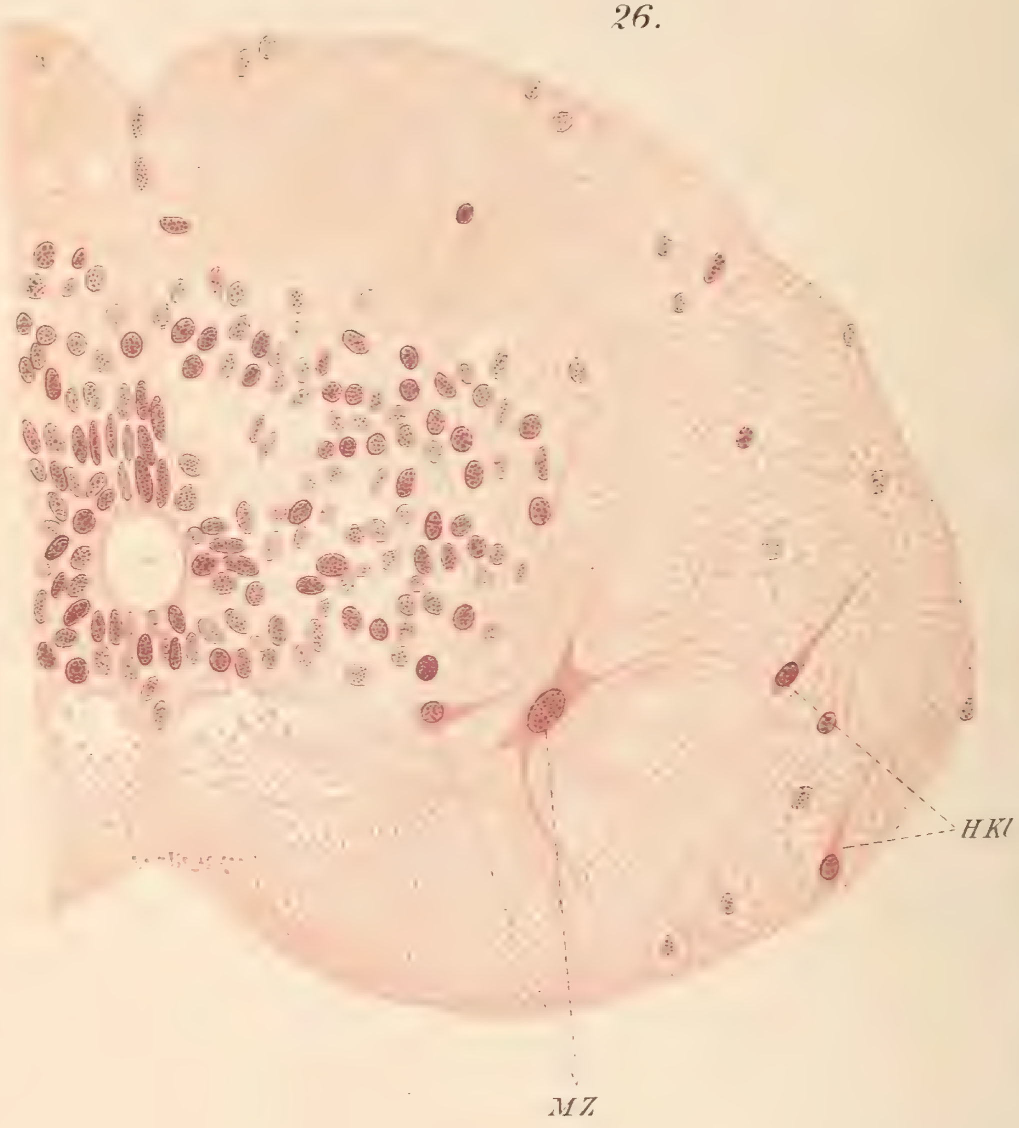
C.



Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig.

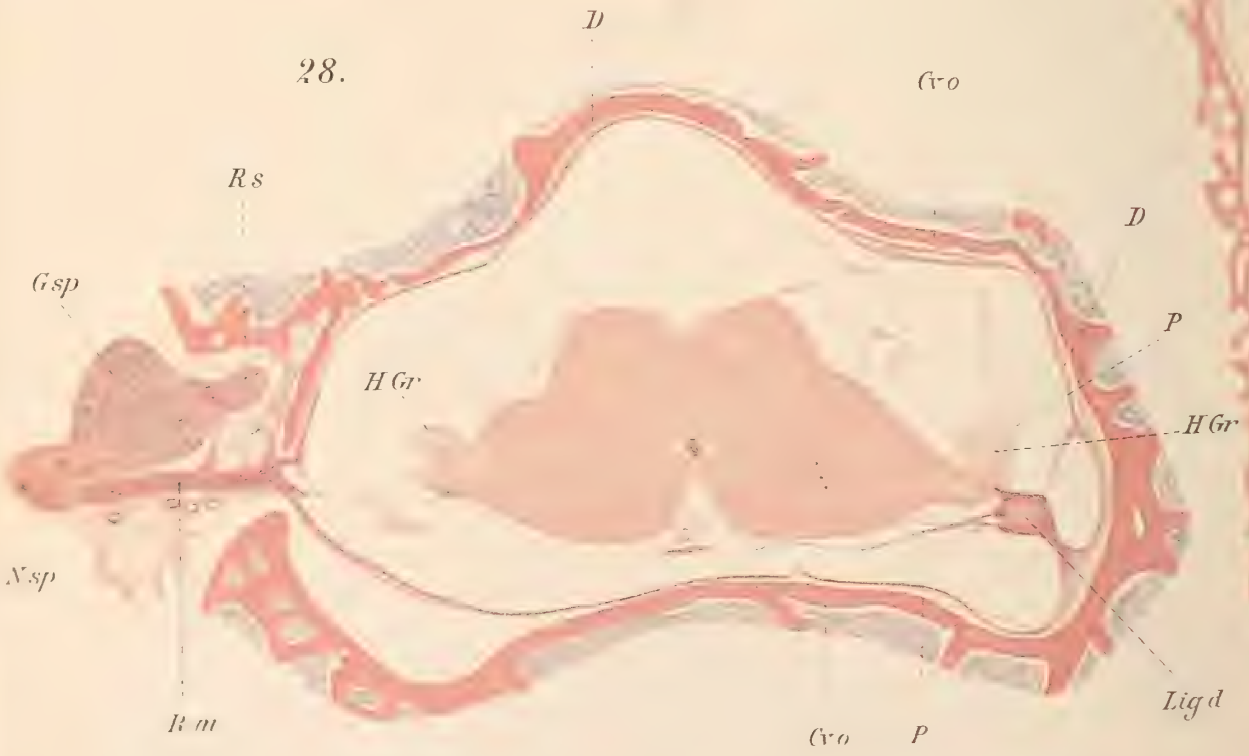
Lith. Anst. v. E. A Funke, Leipzig

26.



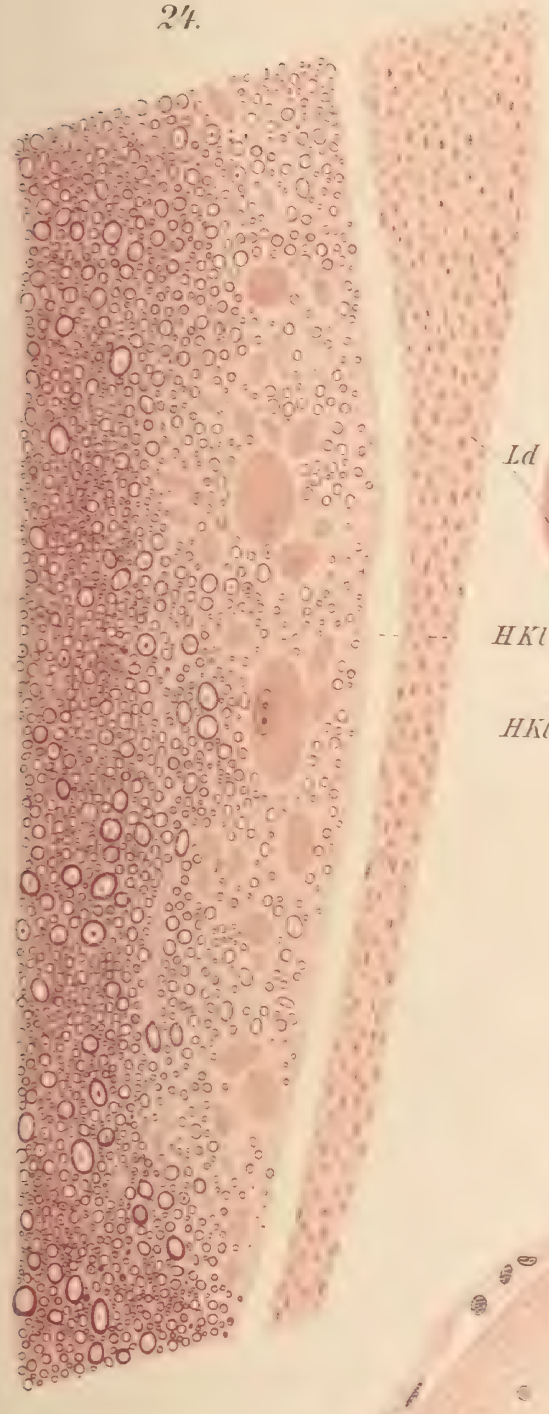
25.

28.

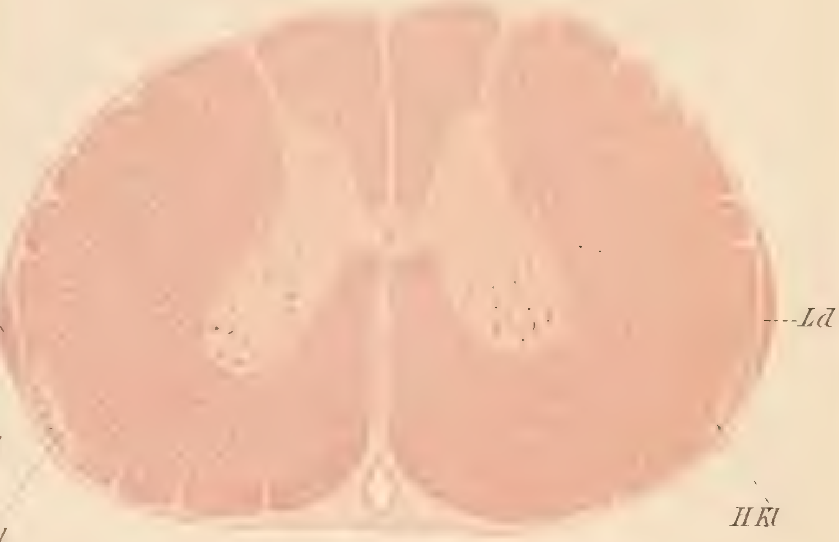

D
Gvo
Rs
Gsp
HGr
D
P
HGr
Nsp
Rm
Ligd
Gvo
P

Verlag v. Wilhelm

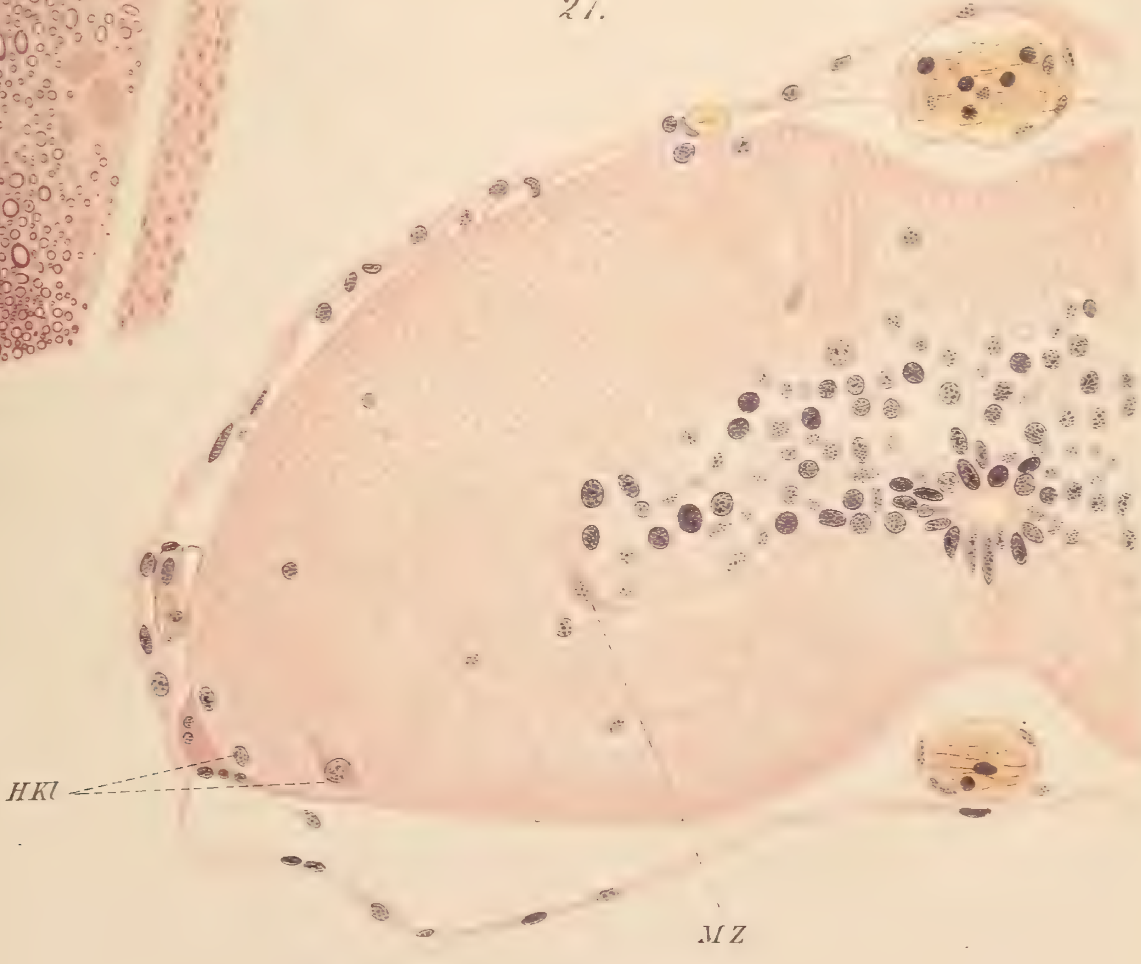
24.



23.



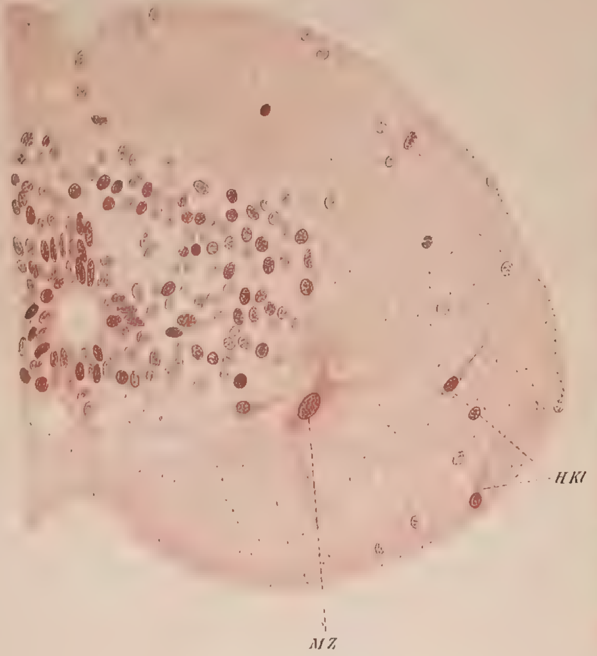
27.



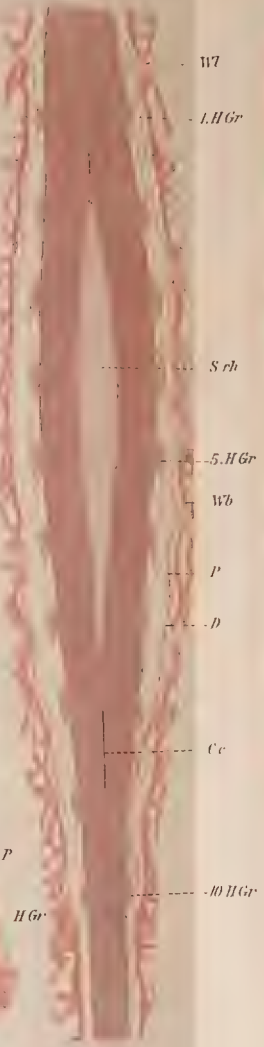
nn in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

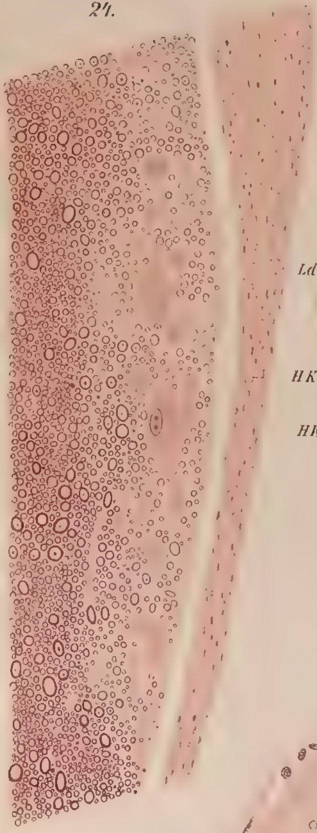
26.



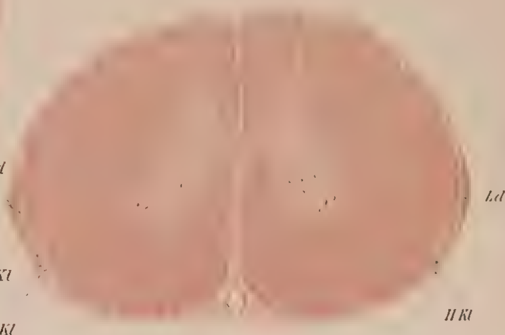
25.


Wl
1.HGr
Srh
5.HGr
Wb
P
D
Cc
10.HGr

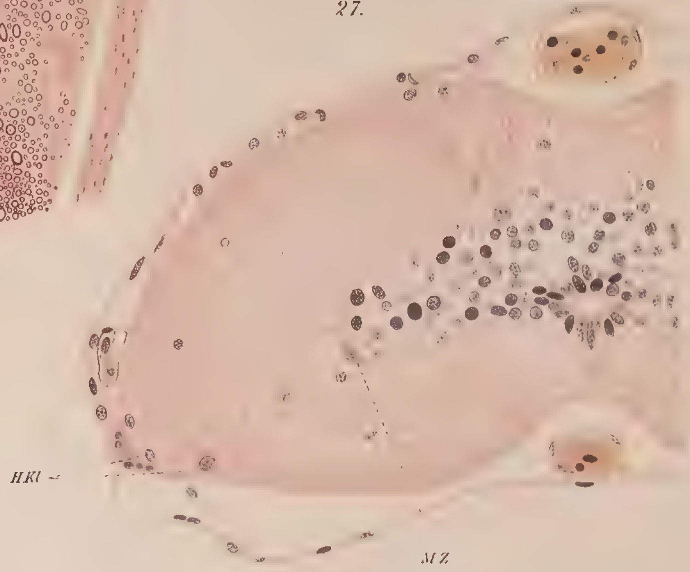
24.



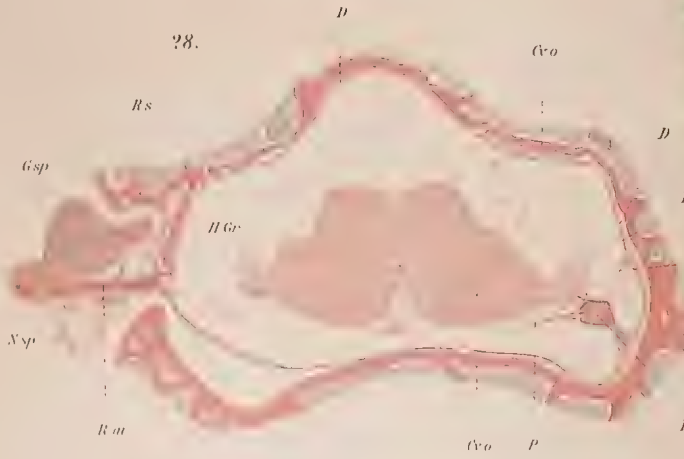
23.


Ld
HKl
HKl
Ld
HKl

27.

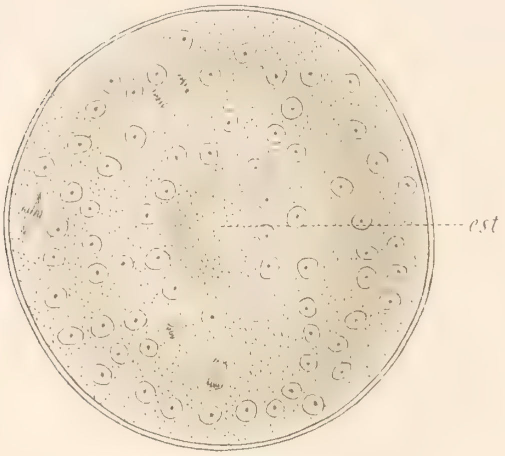


28.

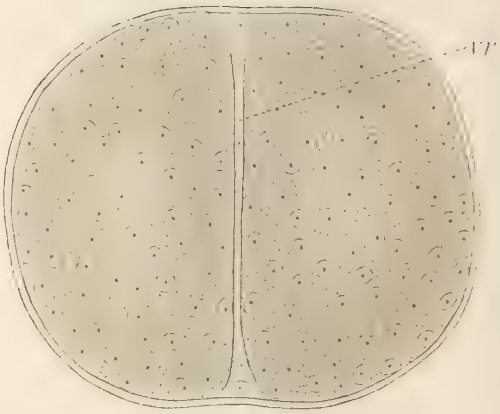

D
Cro
Rs
D
Gsp
P
HGr
HGr
Nsp
Rm
Cro
P
Lig d

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

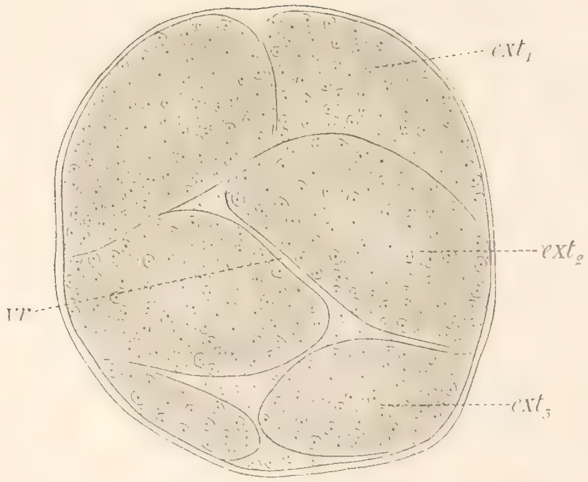
1



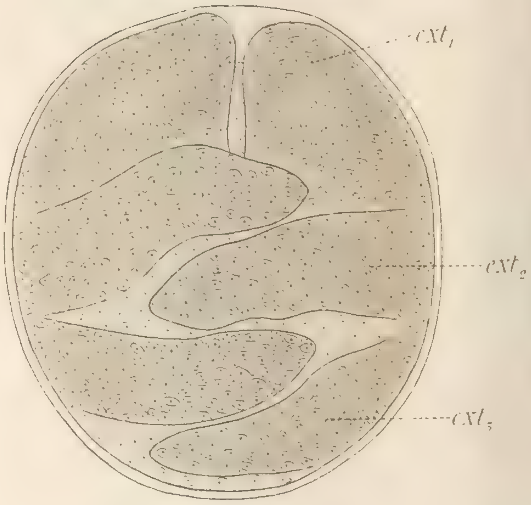
2



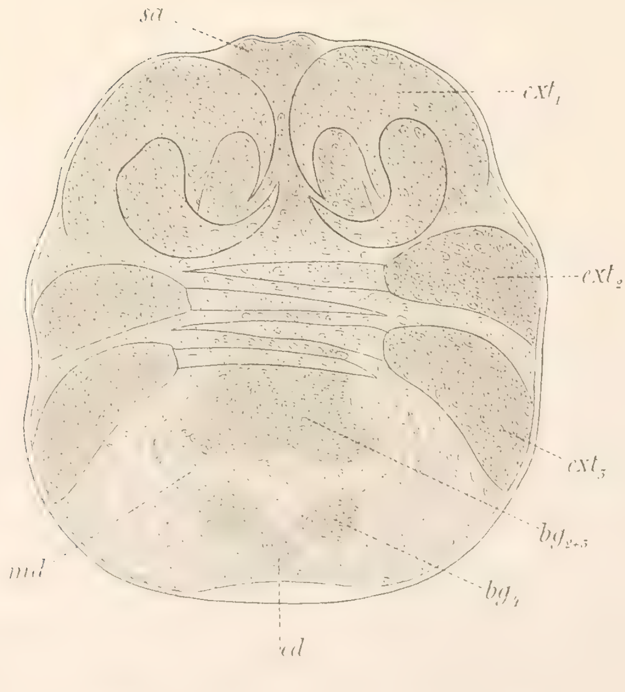
5


ext_1
ext_2
vr
ext_3

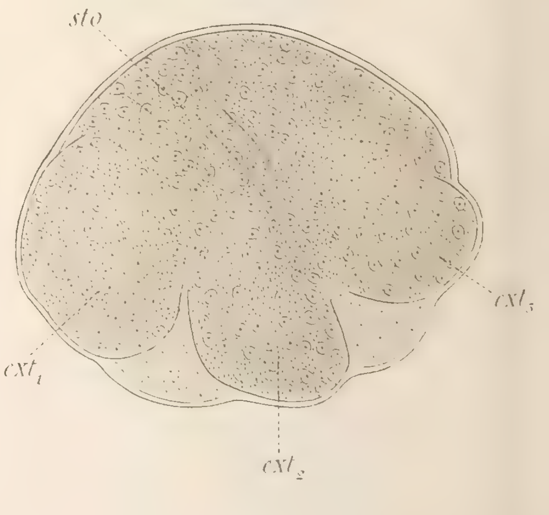
6


ext_1
ext_2
ext_3

9

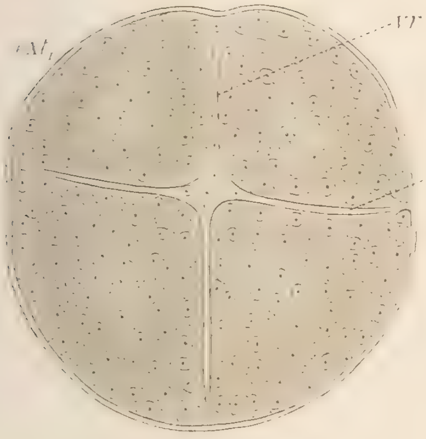

sa
ext_1
ext_2
ext_3
bg_{2-3}
md
bg_1
ed

10

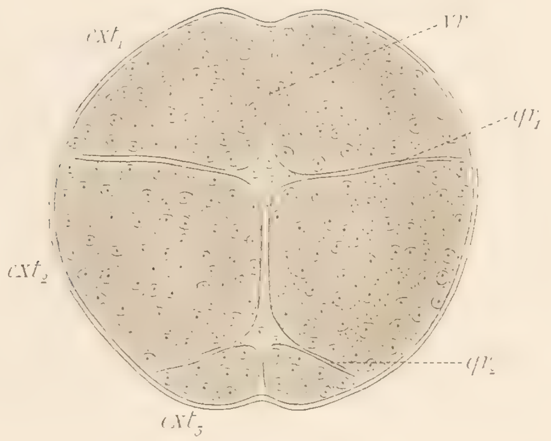

sto
ext_3
ext_1
ext_2

iserheimer a.z.

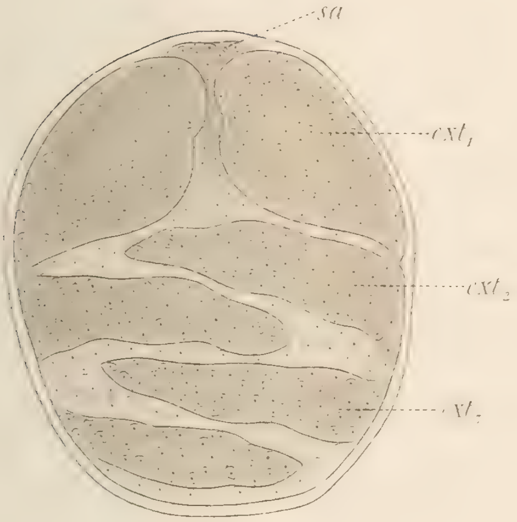
3



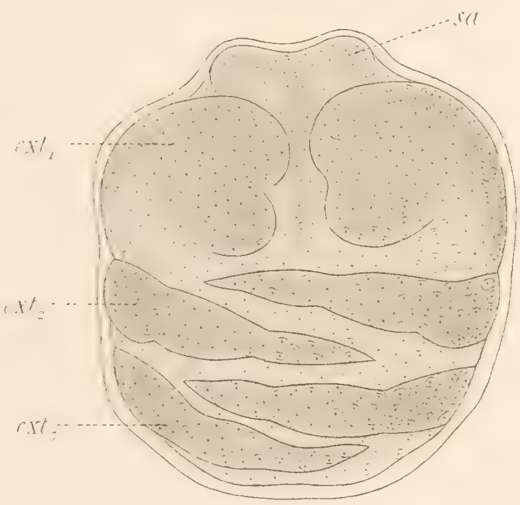
4


ext_1
vr
qr_1
ext_2
qr_2
ext_3

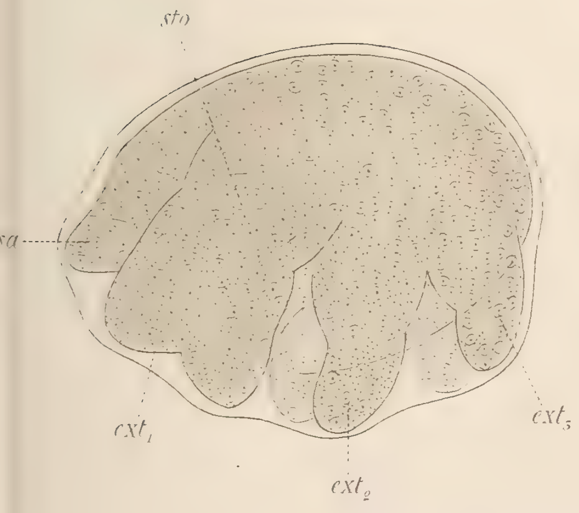
7


sa
ext_1
ext_2
xt_3

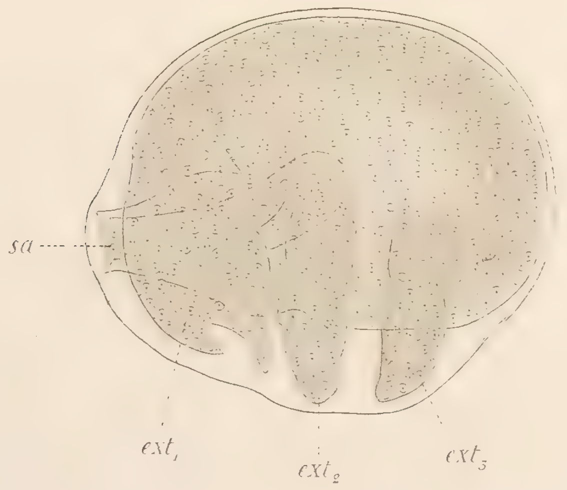
8


sa
ext_1
ext_2
ext_3

11

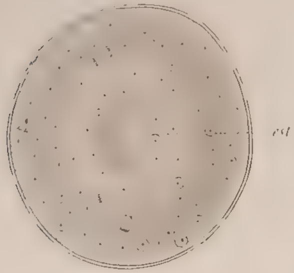

sto
sa
ext_1
ext_2
ext_3

12

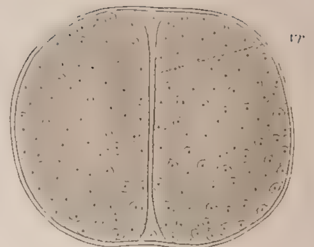

sa
ext_1
ext_2
ext_3

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ⁰/M.

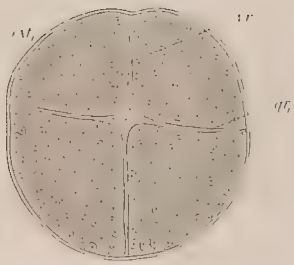
1



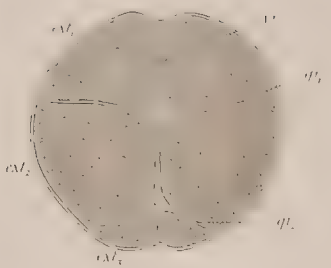
2



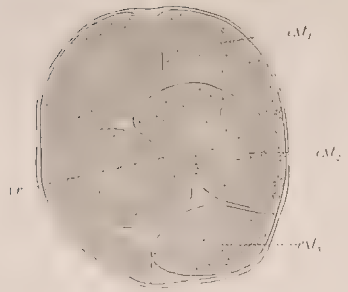
3



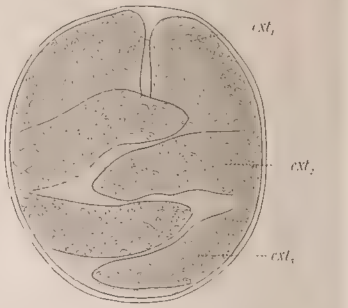
4


ext_1
v
qf_1
ext_2
qf_2
ext_3

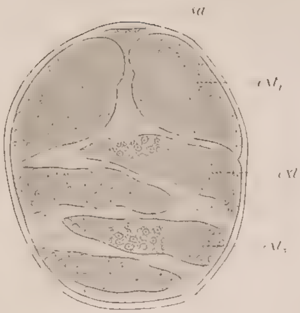
5


ext_1
ext_2
vr
ext_3

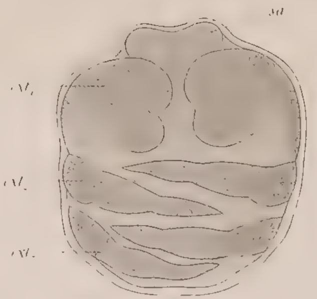
6


ext_1
ext_2
ext_3

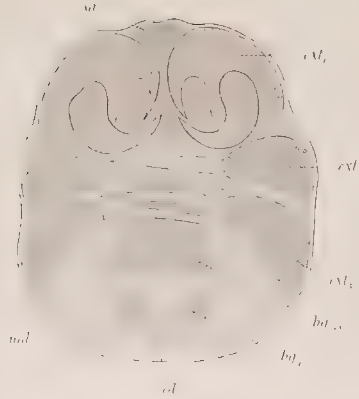
7


sa
ext_1
ext_2
ext_3

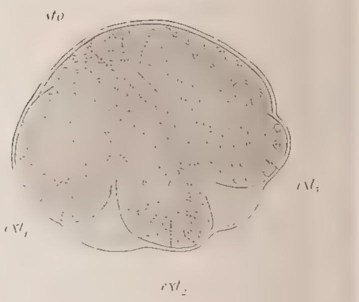
8


sa
ext_1
ext_2
ext_3

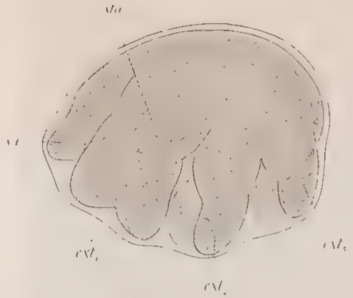
9


sa
ext_1
ext_2
ext_3
bd
md
bd_1
ed

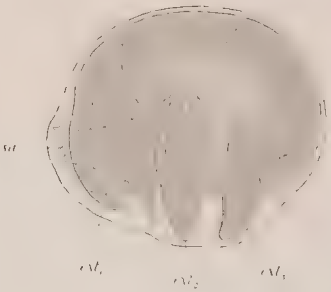
10


sto
ext_3
ext_1
ext_2

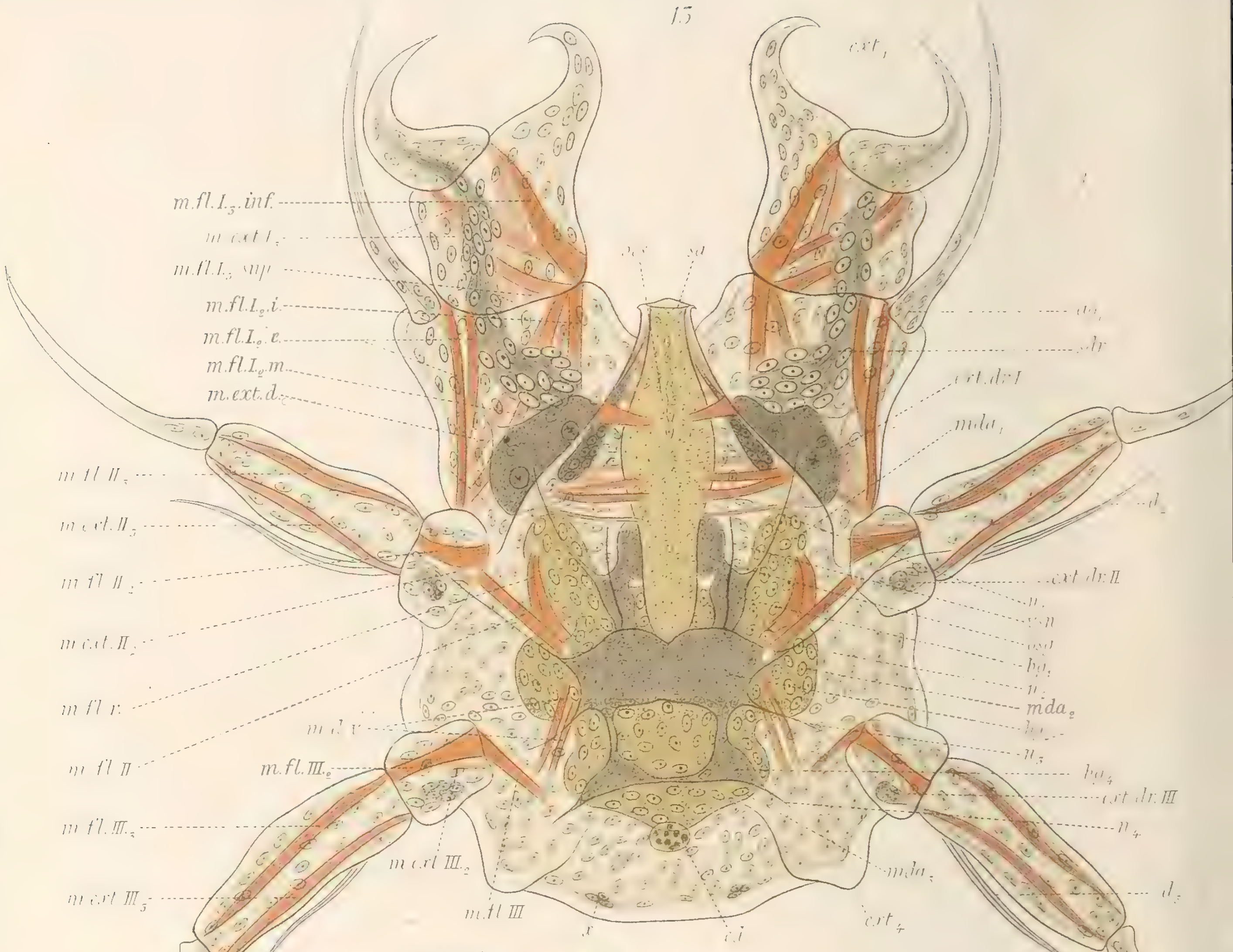
11

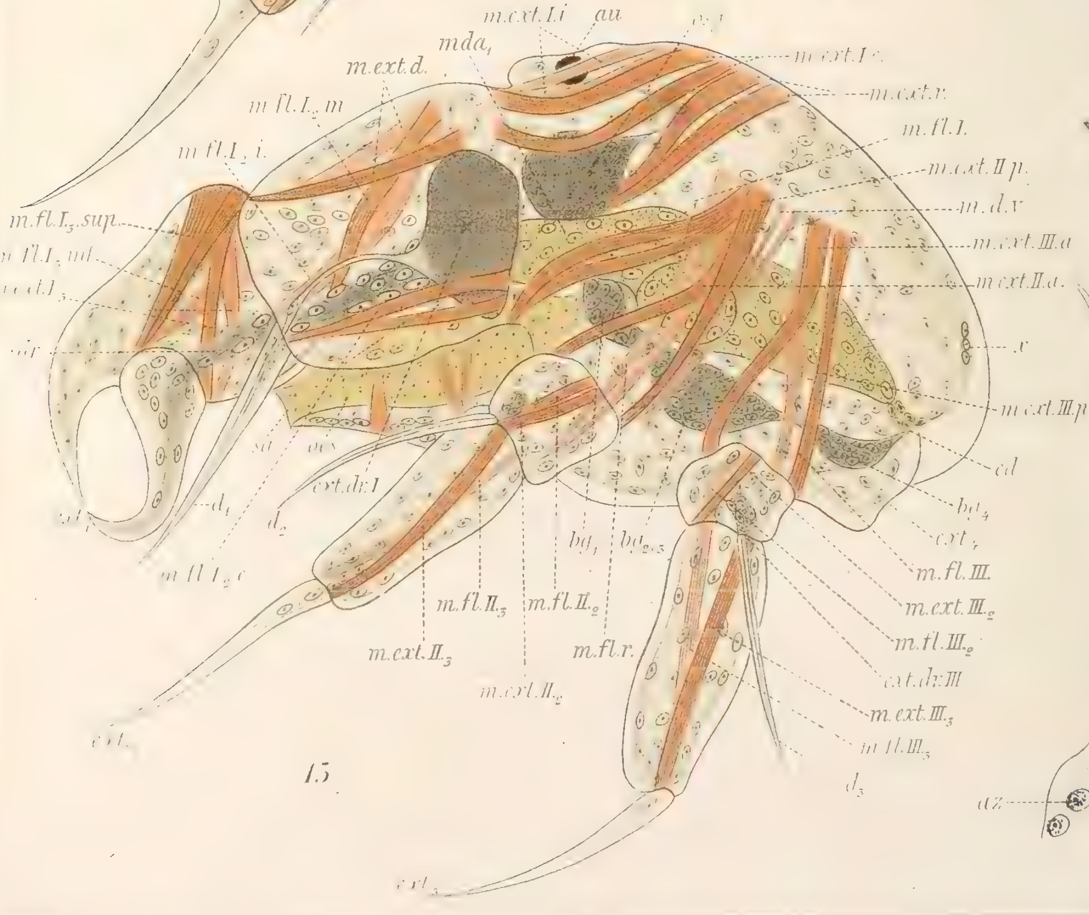

sto
st
ext_1
ext_3
ext_2

12

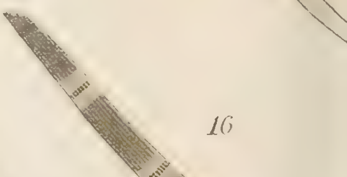

sa
ext_1
ext_2
ext_3

13

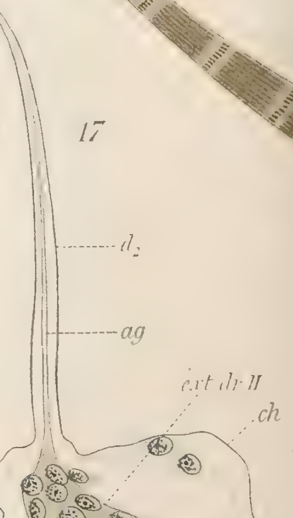

m.fl.I$_3$.inf.
m.ext.I$_3$
m.fl.I$_3$.sup
m.fl.I$_2$.i.
m.fl.I$_2$.e.
m.fl.I$_2$.m.
m.ext.d$_2$
m.fl.II$_3$
m.ext.II$_3$
m.fl.II$_2$
m.ext.II$_2$
m.fl.r.
m.fl.II
m.d.v
m.fl.III$_2$
m.fl.III$_3$
m.ext.III$_2$
m.ext.III$_3$
m.fl.III
x
ces
sa
ext$_1$
de$_1$
dr
ext.dr.I
mda$_1$
d$_2$
ext.dr.II
n$_1$
n
osd
bg$_1$
n$_2$
mda$_2$
bg$_3$
n$_3$
bg$_4$
ext.dr.III
n$_4$
mda$_3$
d$_3$
ext$_4$
cl


m.ext.I.i
au
ext
mda$_1$
m.ext.d.
m.ext.I.e.
m.ext.r.
m.fl.I$_2$.m
m.fl.I.
m.fl.I$_2$.i.
m.ext.II.p.
m.d.v
m.fl.I$_3$.sup.
m.ext.III.a
m.fl.I$_3$.inf.
m.ext.I$_3$
m.ext.II.a.
dr
x
m.ext.III.p
sa
oes
cd
ext.dr.I
d$_1$
d$_2$
bg$_4$
ext$_1$
bg$_1$
bg$_{2.3}$
ext$_4$
m.fl.I$_2$.e
m.fl.III.
m.ext.III$_2$
m.fl.II$_3$
m.fl.II$_2$
m.fl.III$_2$
m.ext.II$_3$
m.fl.r.
ext.dr.III
m.ext.II$_2$
m.ext.III$_3$
m.fl.III$_3$
ext$_2$
d$_3$
ext$_3$

15



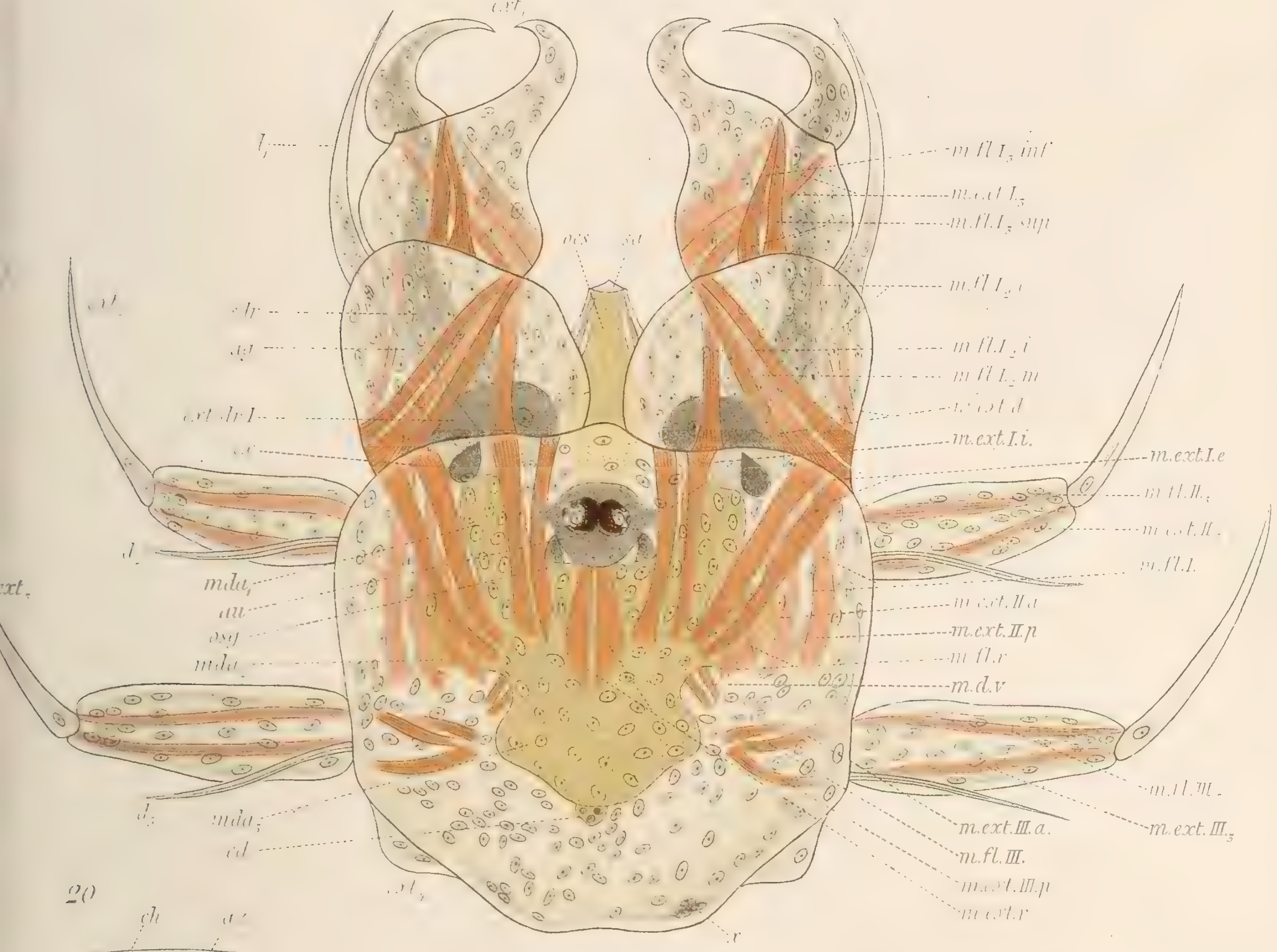
16


d$_2$
ag
ext.dr.II
ch
az

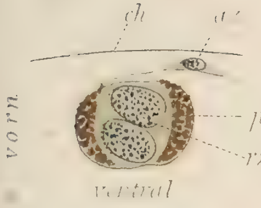
17

Verlag von Wilh

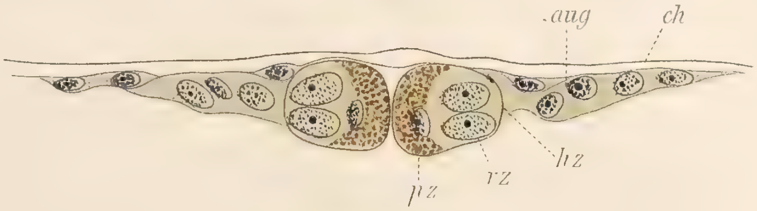
14


ext_1
l_1
ext_2
dr
sg
ext. dr I
ec
l_2
mda_1
au
osg
mda_2
ext_3
l_3
mda_3
ed
ext_4
oes
sa
r
m. fl. I_3 inf
m. ext. I_3
m. fl. I_3 sup
m. fl. I_2 e
m. fl. I_2 i
m. fl. I_2 m
m. ext. d
m. ext. I. i.
m. ext. I. e
m. fl. II_3
m. ext. II.
m. fl. I.
m. ext. II a
m. ext. II. p
m. fl. r
m. d. v
m. fl. III.
m. ext. III_3
m. ext. III. a.
m. fl. III.
m. ext. III. p
m. ext. r

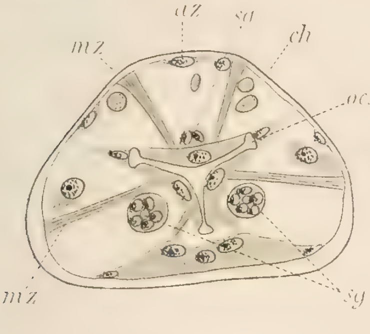
20


ch
az
vorn
pz
rz
ventral

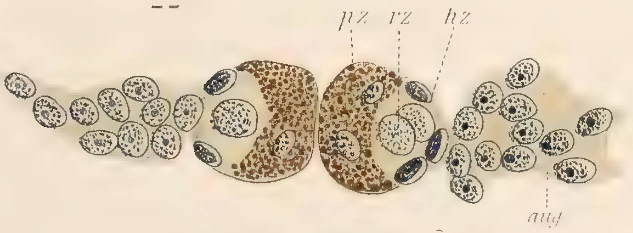
21


aug
ch
hz
pz
rz

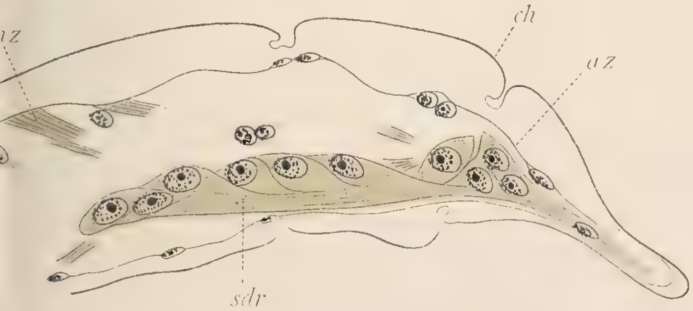
19


az
sa
mz
ch
oes
mz
sg

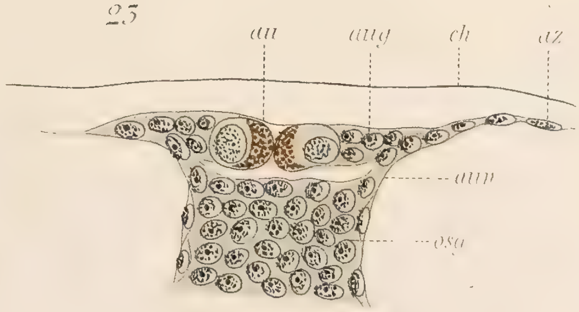
22



18

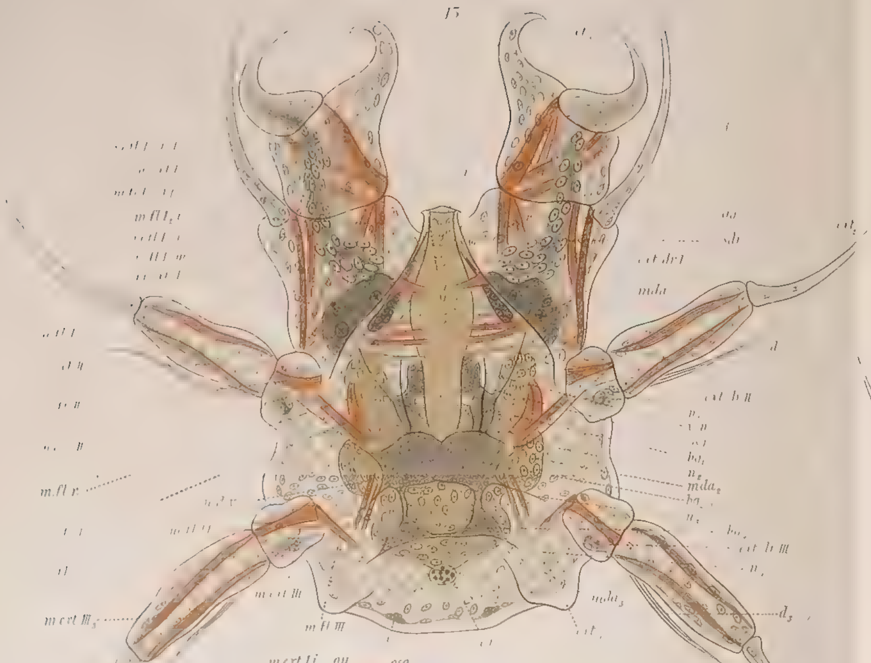


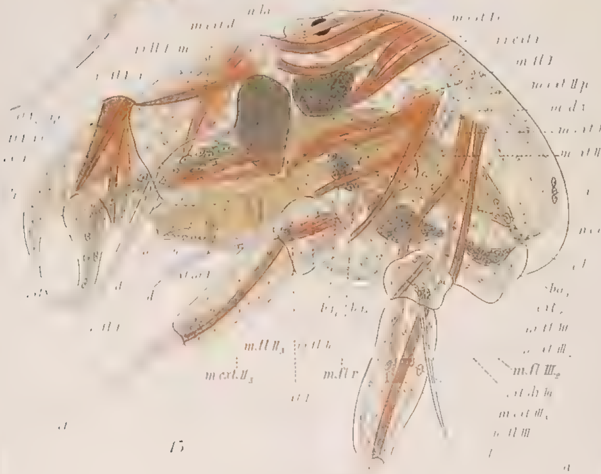
23


au
aug
ch
az
aun
osg

n, Leipzig.

13

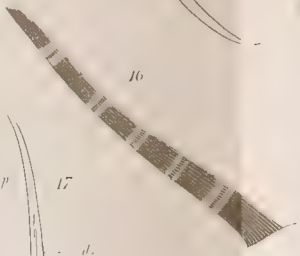

m.fl r.
m.ext III₂
ext.dr I
mda
d
ext.h II
bo₁
n₂
mda₂
bo
ext.h III
n₁
mda₁
d₃
m.ext III
m.fl III


m.ext.Li
gu
oso
m.fl III₃
m.ext.II₃
m.fl r.
m.fl III₂
ext.dr II

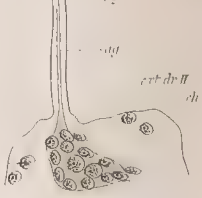
15

ert

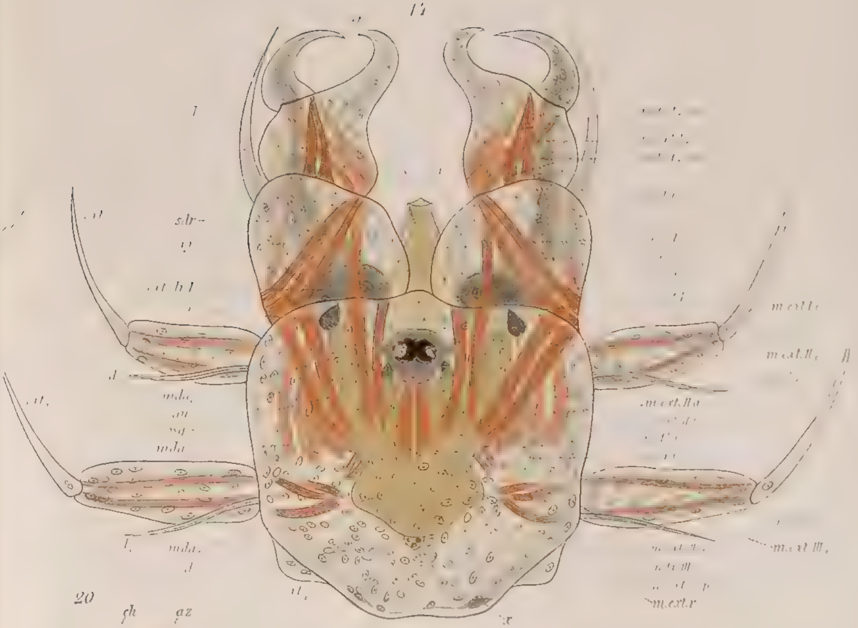
16



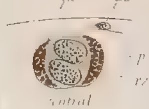
17


d₂
ag
ert.dr II
ch

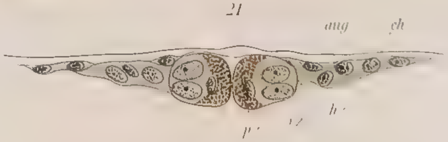
14


s.dr
ext.h I
mda₁
mda
m.ext I₂
m.ext II₂
m.ext II a
m.ext III₁
m.ext.r

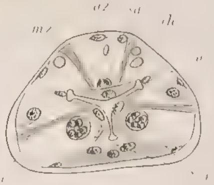
20


ch
az
vorn
p
rz
ventral

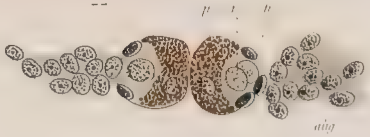
21



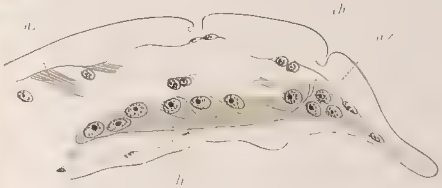
19



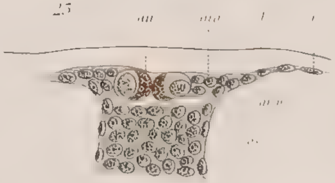
22



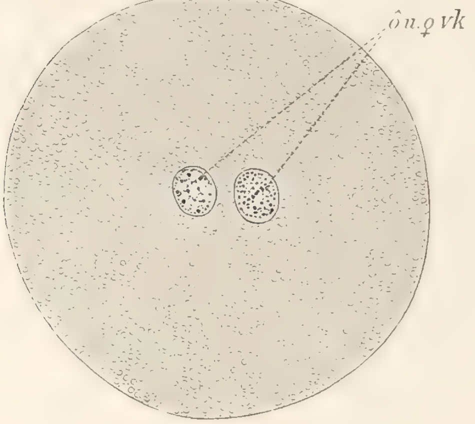
18



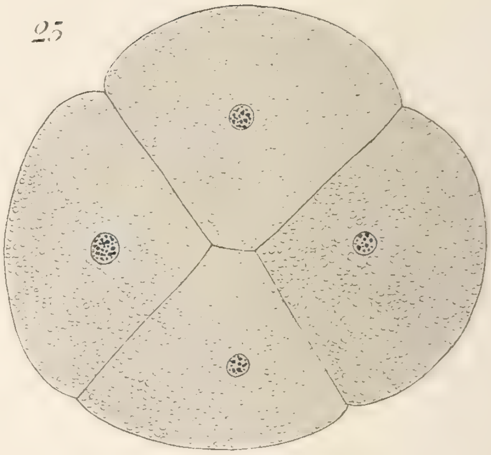
23



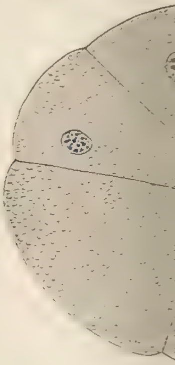
24



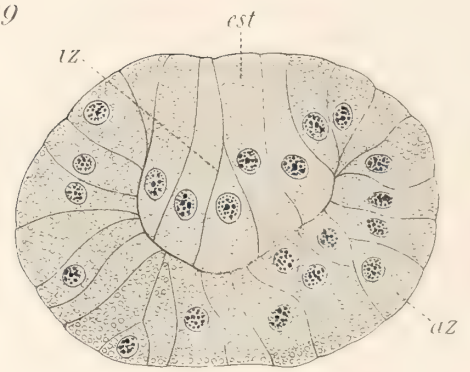
25



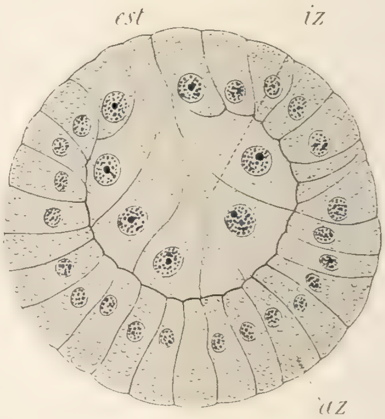
26



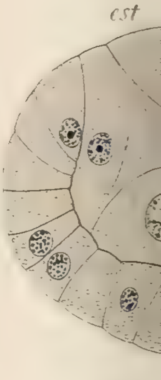
29



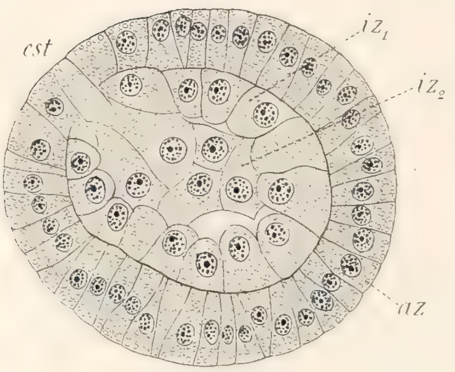
30



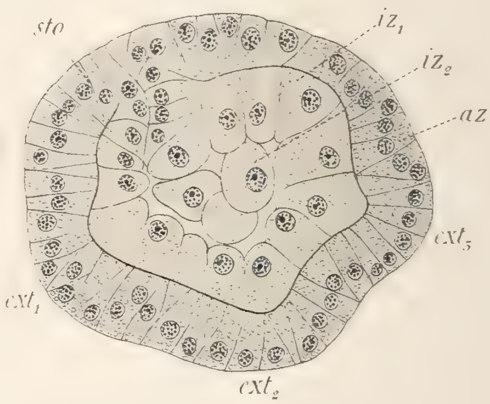
31

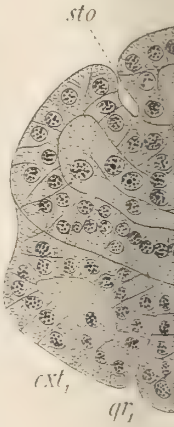


34

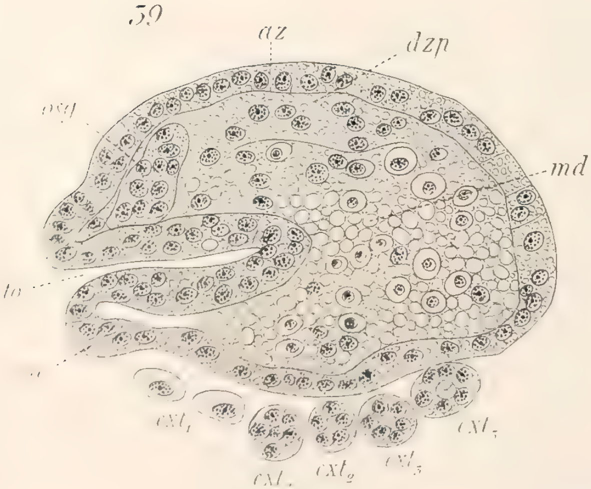

est
iz_1
iz_2
az

35

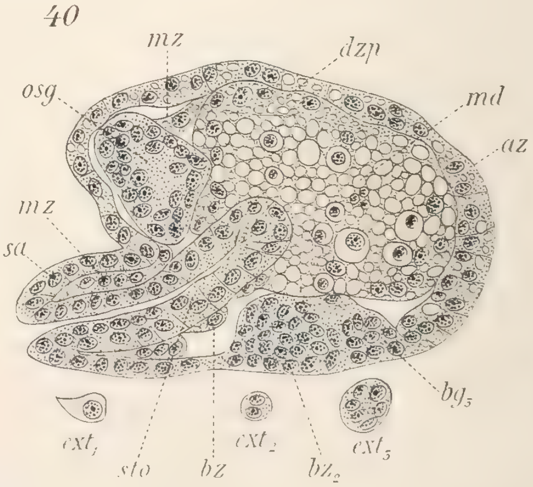

sto
iz_1
iz_2
az
ext_3
ext_1
ext_2


sto
ext_1
qr_1

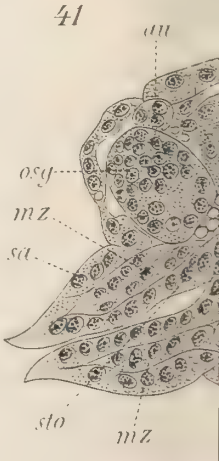
39

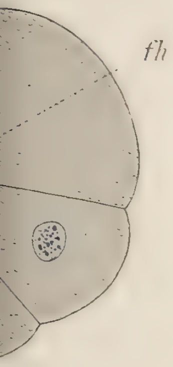

az
dzp
osg
md
to
ext_1
ext_3
ext_2
ext_2
ext_3

40

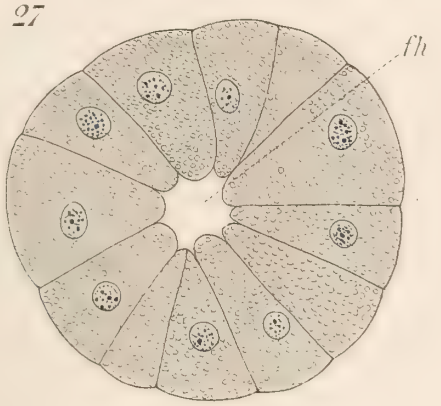

mz
dzp
osg
md
az
mz
sa
bg_3
ext_1
sto
bz
ext_2
bz_2
ext_3

41

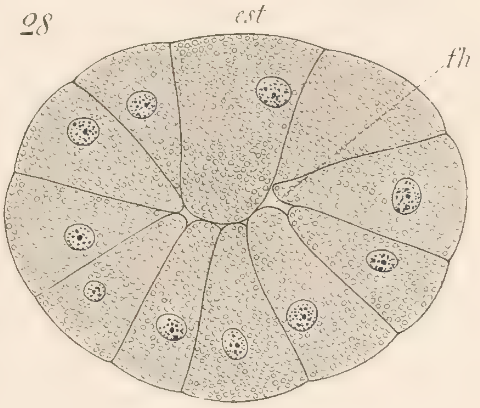

au
osg
mz
sa
sto
mz

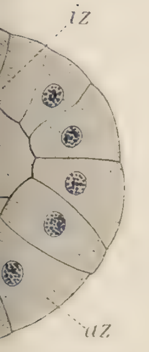


27

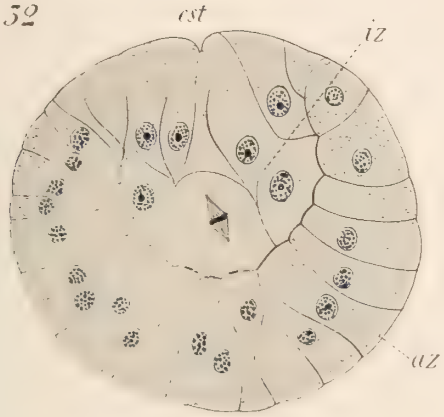


28

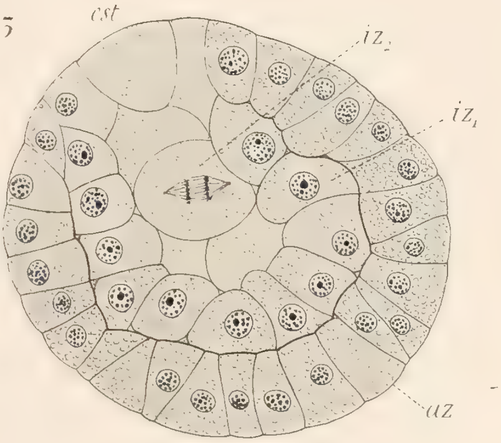


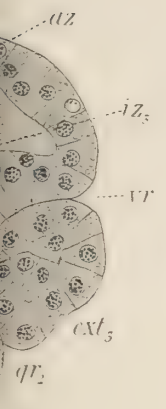


32

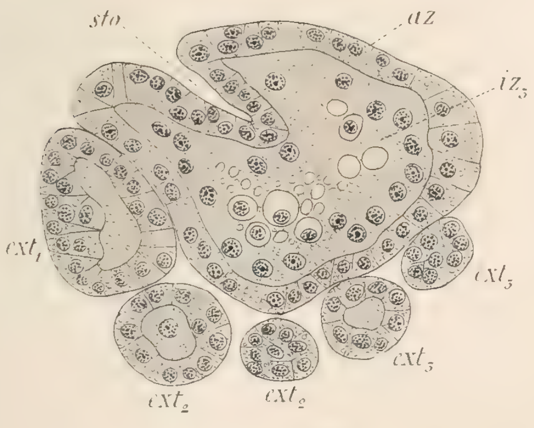


33

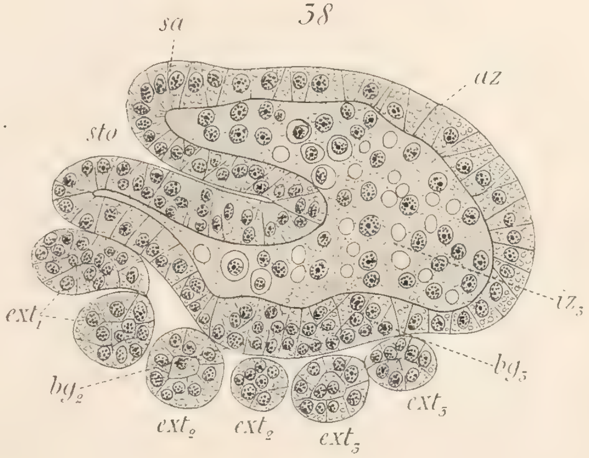

est
iz₂
iz₁
az

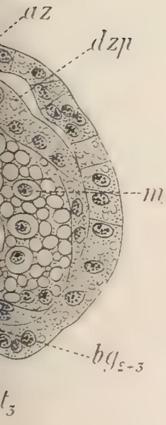

az
iz₃
vr
ext₃
qr₂

37

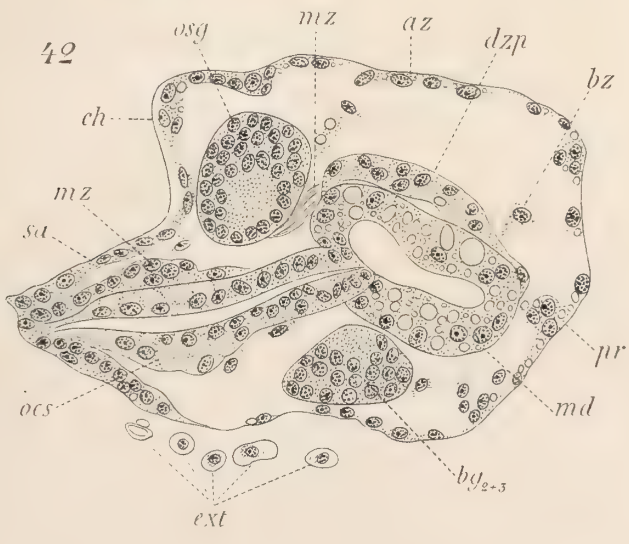

sto
az
iz₃
ext₁
ext₃
ext₃
ext₂
ext₂

38

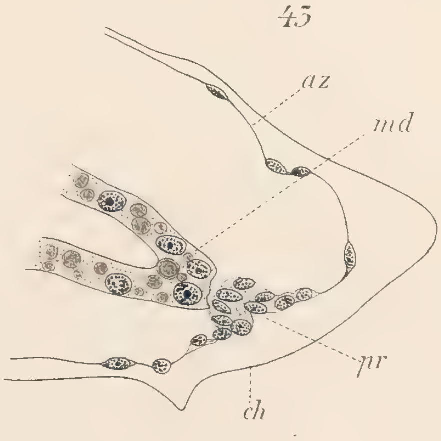

sa
sto
az
iz₃
ext₁
bg₂
bg₃
ext₂
ext₂
ext₃
ext₃


az
dzp
md
bg₂₊₃
t₃

42

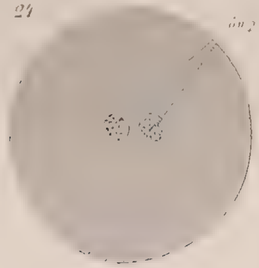

osg
mz
az
dzp
bz
ch
mz
sa
pr
ocs
md
bg₂₊₃
ext

43

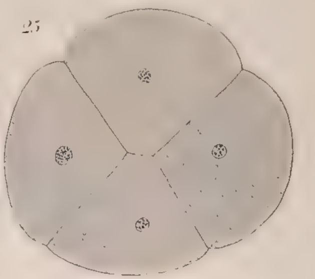


lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

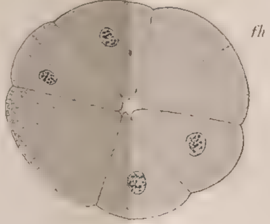
24



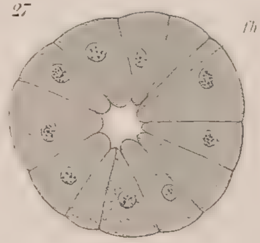
25



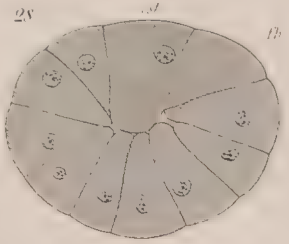
26



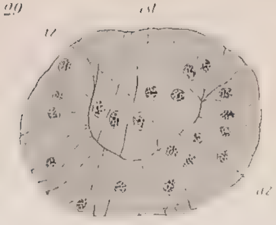
27



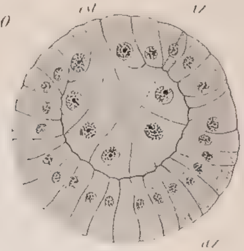
28



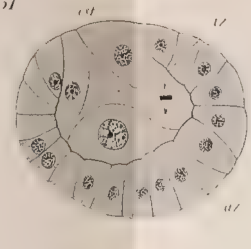
29



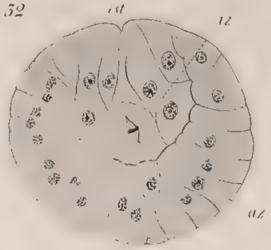
30



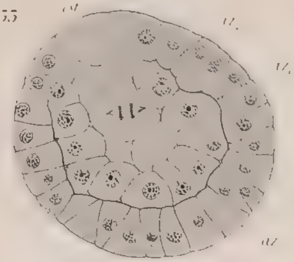
31



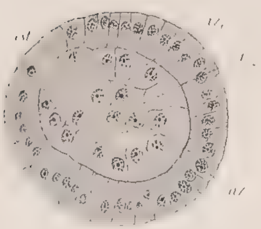
32



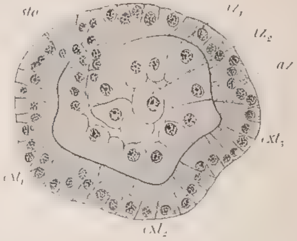
33



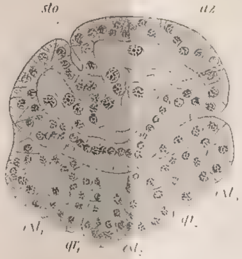
34



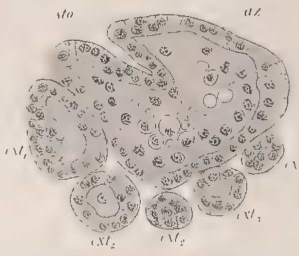
35


sto
vz_1
vz_2
az
ext_3
ext_1
ext_2

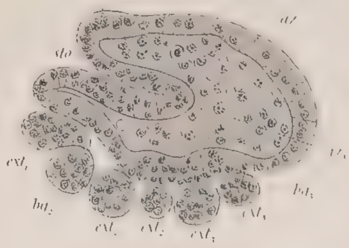
36


sto
az
vz_3
vr
ext_1
ext_1
qf_1
ext_2
qf

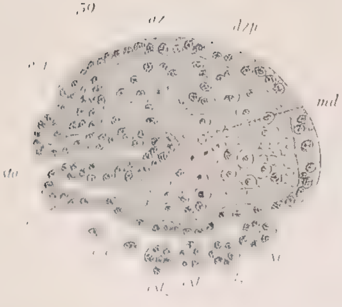
37


sto
az
vz_3
ext_1
ext_1
ext_2
ext_2
ext_3

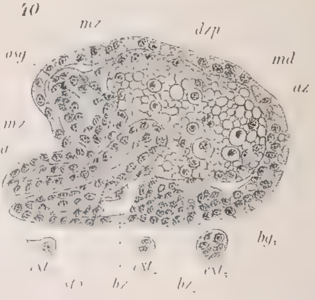
38


sa
sto
az
vz_3
ext_1
bd_2
bd_3
ext_1
ext_2
ext_3
ext_1

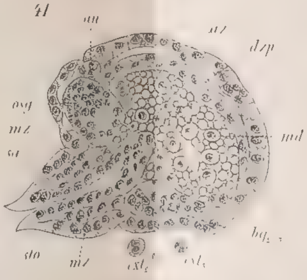
39


az
dzp
md
sto
ext_1
ext

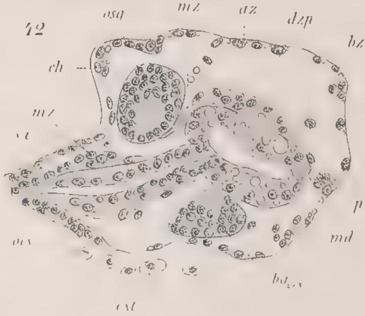
40


mz
dzp
osg
md
az
mz
sa
bg_1
ext
ext_2
ext_3
bz
bz_1

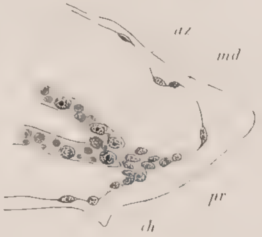
41


au
az
dzp
osg
mz
sa
md
$bg_{2,3}$
sto
mz
ext_1
ext_3

42

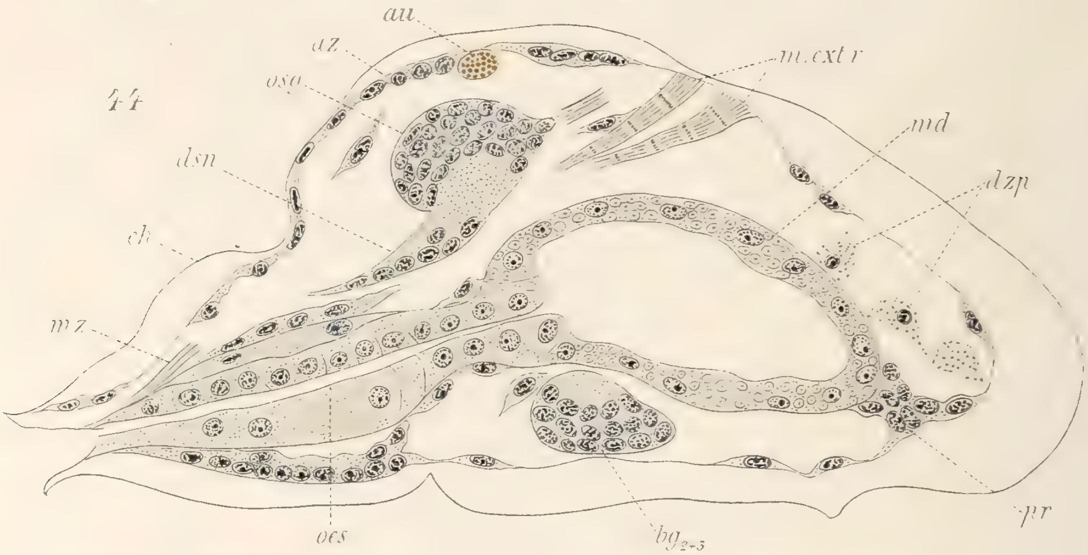

osg
mz
az
dzp
bz
ch
mz
sa
pr
md
oes
$bd_{2,3}$
ext

43

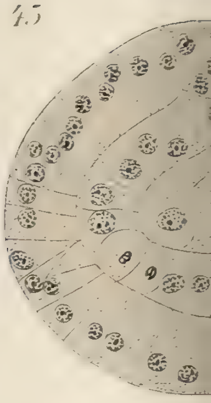


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

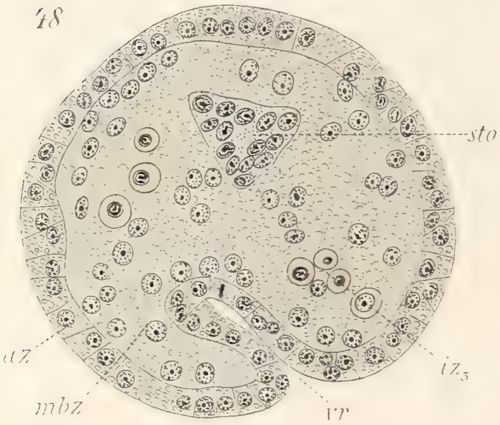
44


au
az
osg
m.extr
md
dzp
dsn
ch
mz
pr
oes
bg_{2-3}

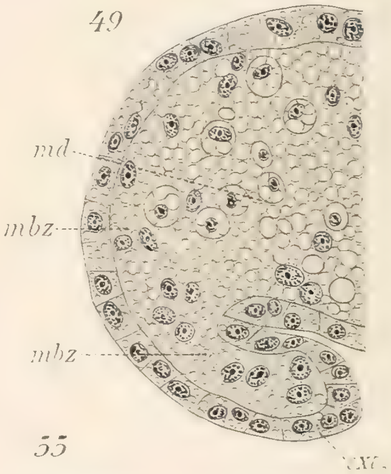
45



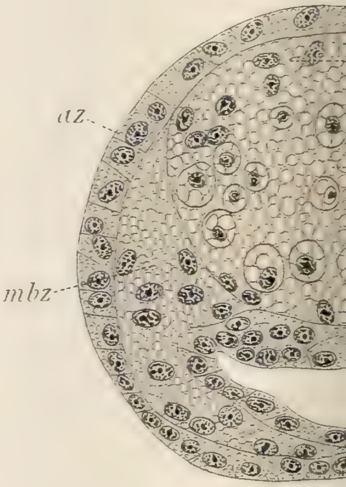
48


sto
az
mbz
iz_3
vr

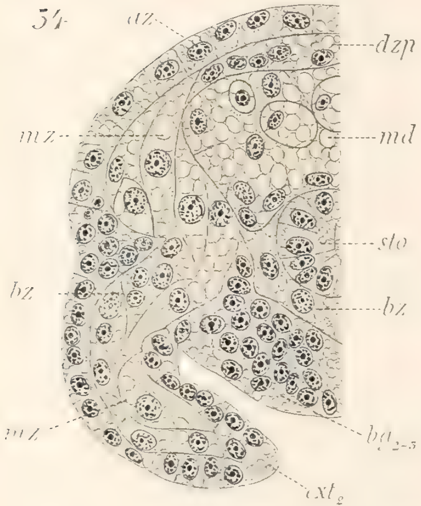
49


md
mbz
mbz
ext_2

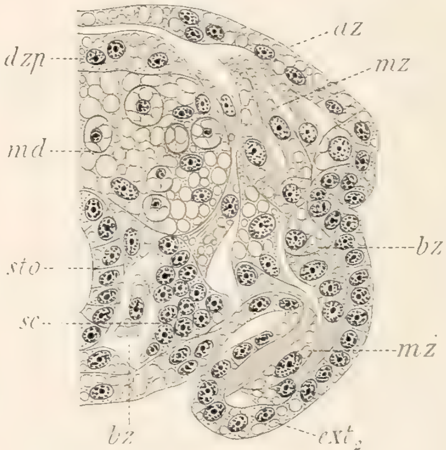
50



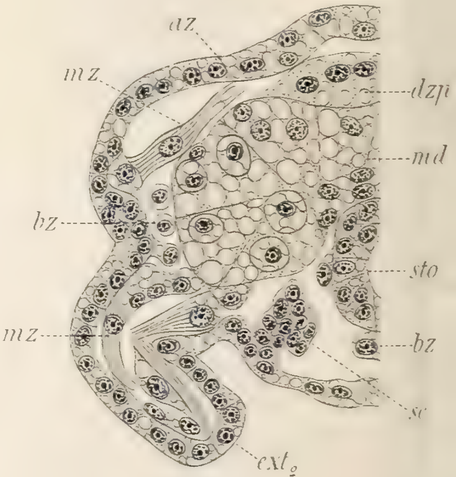
54


az
dzp
mz
md
sto
bz
bz
mz
bg_{2-3}
ext_2

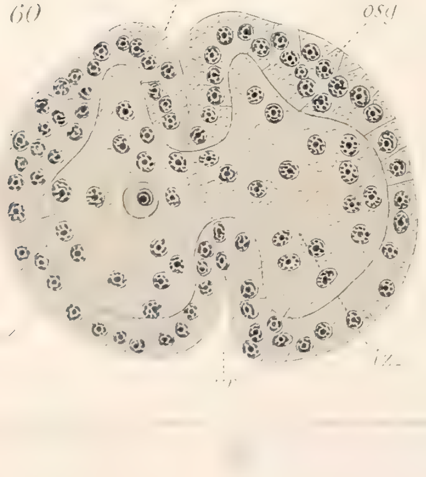
53


az
dzp
mz
md
sto
bz
sc
mz
bz
ext_2

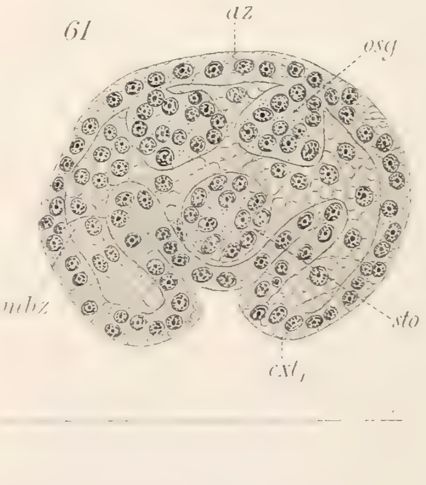
56


az
mz
dzp
md
bz
sto
mz
bz
sc
ext_2

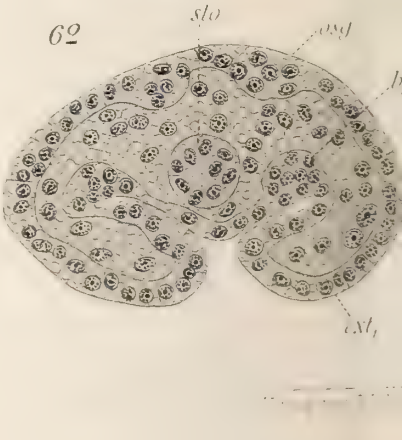
60

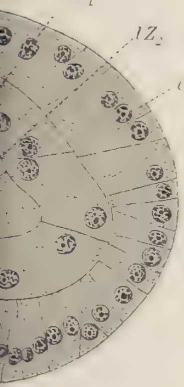

sto
osg
iz_2
vr

61

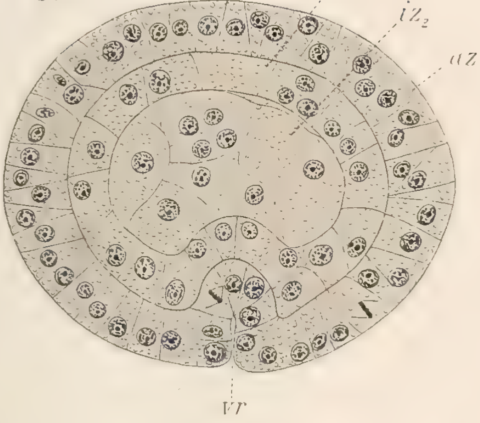

az
osg
mbz
sto
ext_1

62


sto
osg
ext_1

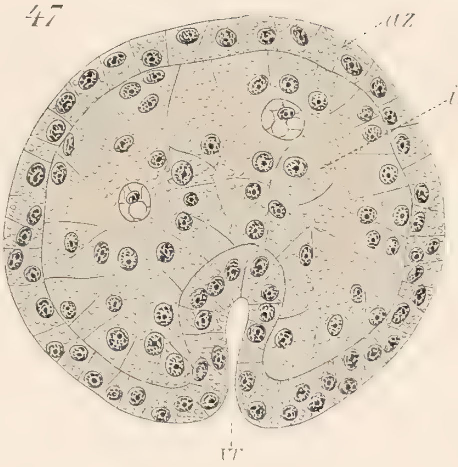


46

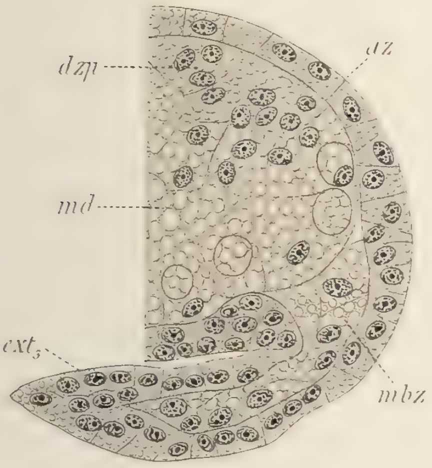


iz_1
iz_2
az
vr

47

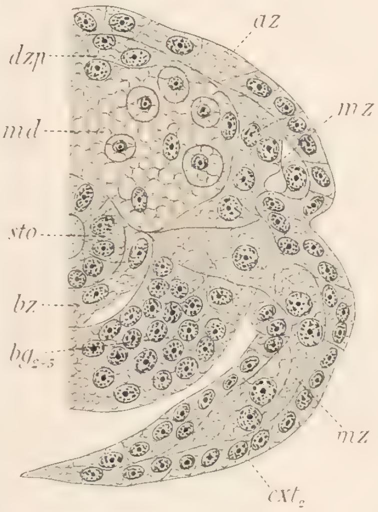


51



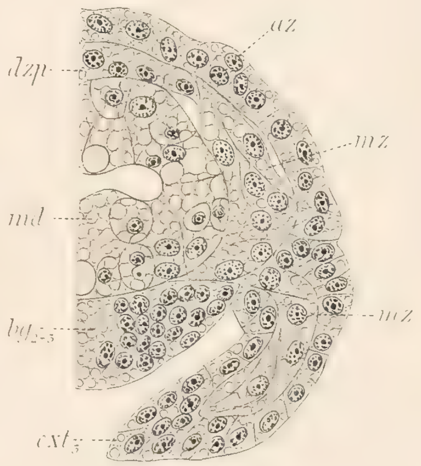
dzp
az
md
ext_3
mbz

52



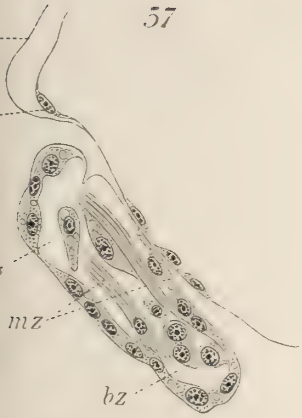
az
dzp
mz
md
sto
bz
bg_{2-3}
mz
ext_2

53

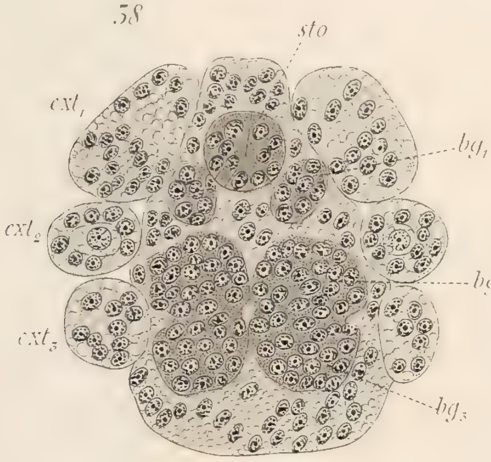


az
dzp
mz
md
bg_{2-3}
mz
ext_3

57

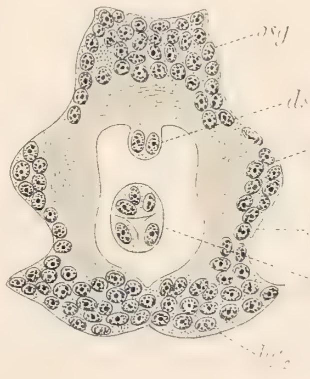


58

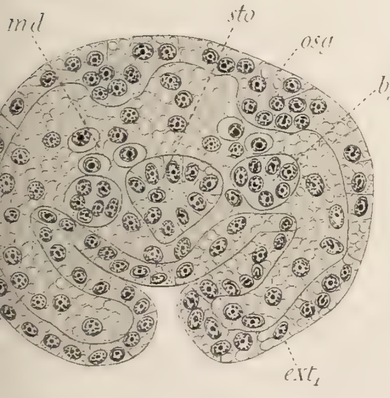


sto
ext_1
bg_1
ext_2
bg_2
ext_3
bg_3

59

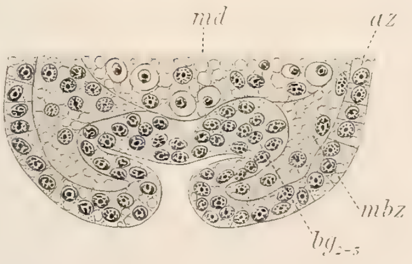


63



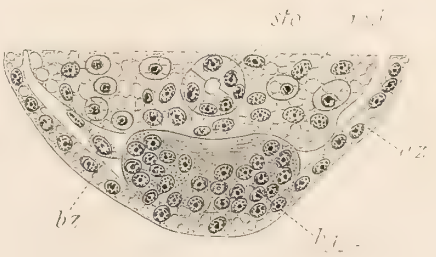
md
sto
osg
bg_1
ext_1

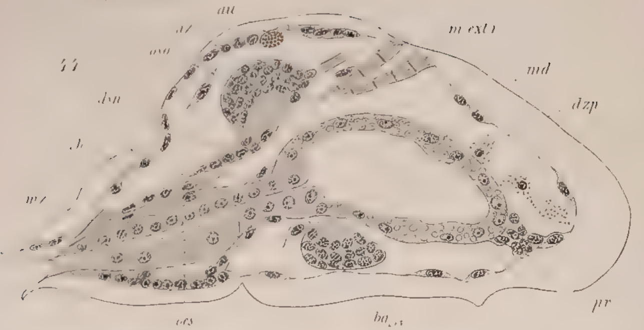
64

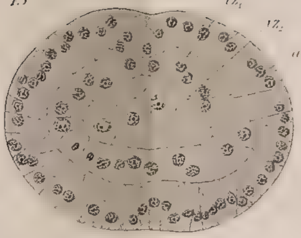


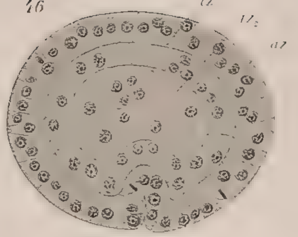
md
az
mbz
bg_{2-3}

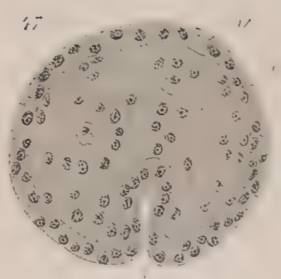
65

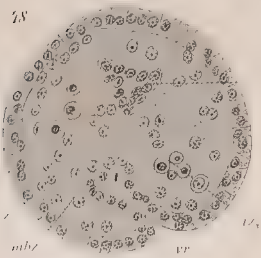


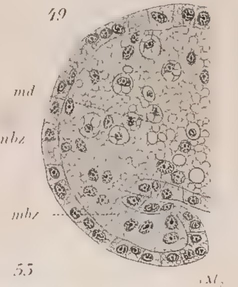
44

au
az
m ext
md
dzp
pr
bq
oes
mz

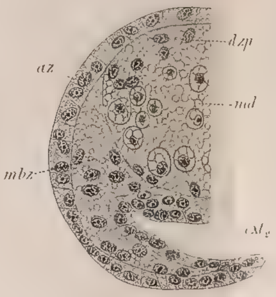
45


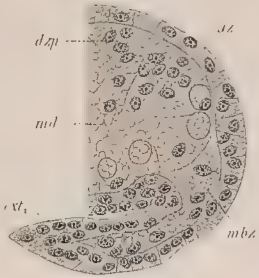
46


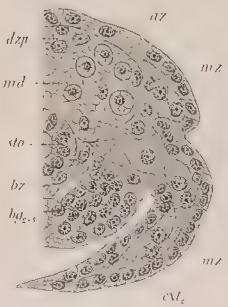
47


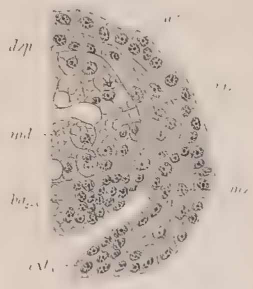
48


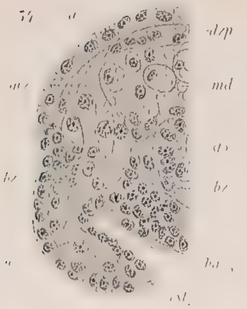
49


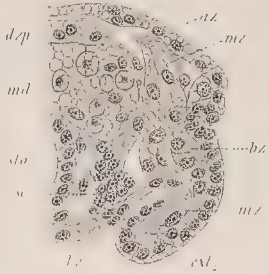
50

az
dzp
md
mbz

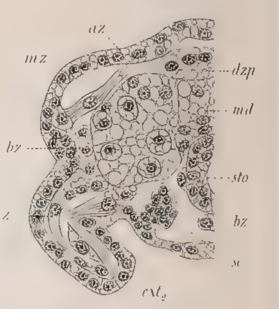
51

dzp
az
md
mbz

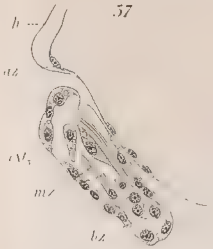
52

az
dzp
md
mz
sto
bz
mz

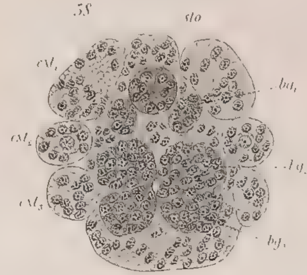
53


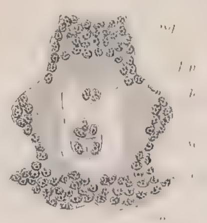
54


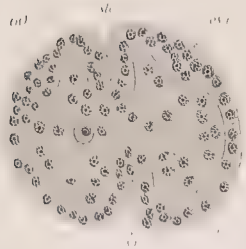
55

dzp
az
mz
md
sto
bz
mz

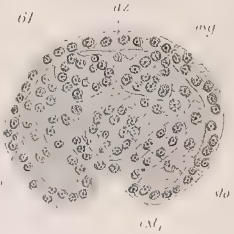
56

az
mz
dzp
md
bz
sto
bz
mz

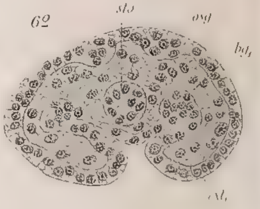
57


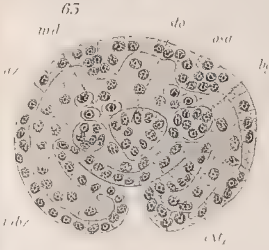
58


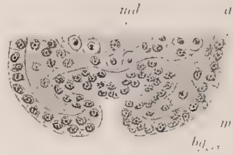
59


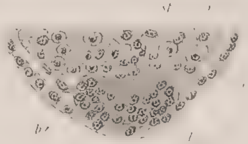
60


61


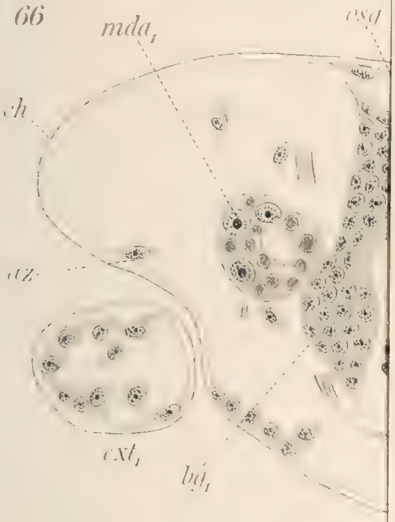
62


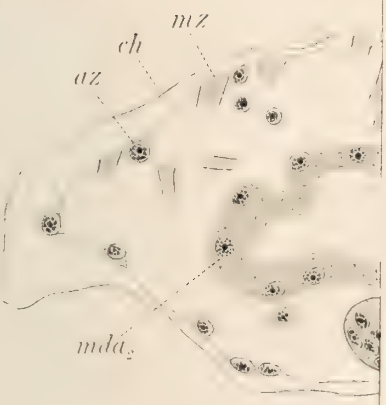
63


64


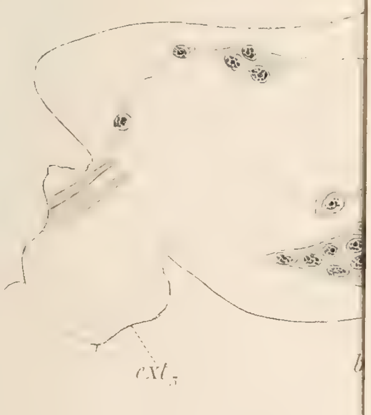
65


66

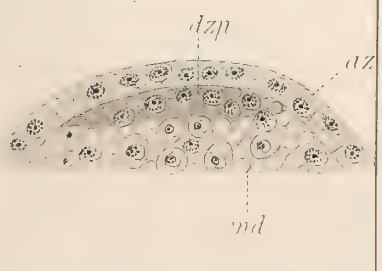

mda₁
esg
ch
az
ext₁
bg₁


mz
ch
az
mda₂

68

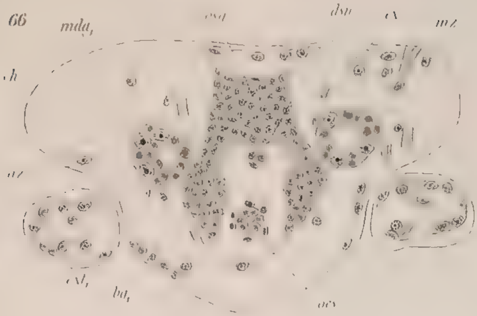


69

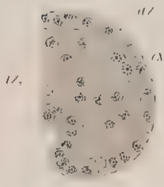


J. Meisenheimer gez.

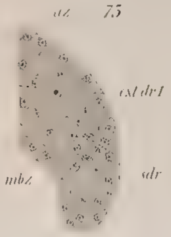
66


mda1
oes
dsn
ex
mz
ch
az
ex1
bg1
oes

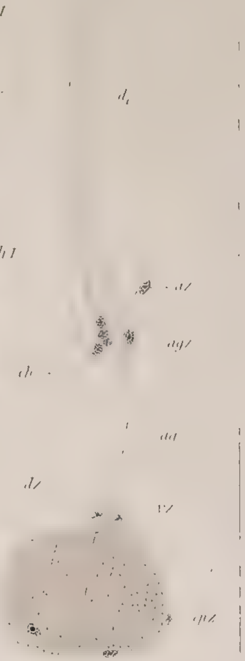
72


az
ext dr1
vz1

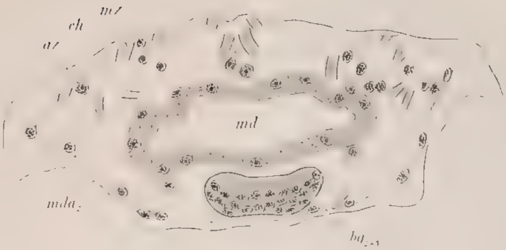
73


az
ext dr1
mbz
sdr

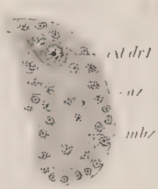
77


d1
az
agz
da
dz
vz
qz

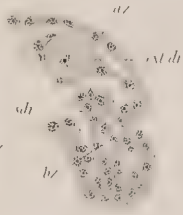
67


mz
ch
az
md
mda2
bg2-3

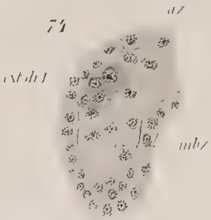
75


ext dr1
az
mbz

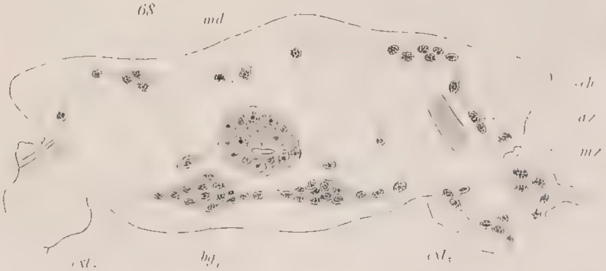
76


az
ext dr1
sh
bz
ch

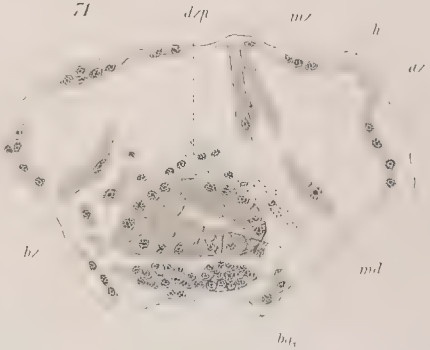
74


az
ext dr1
mbz

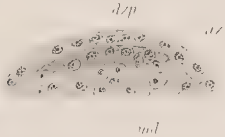
68


md
ch
az
mz
ext
bg1
ext1

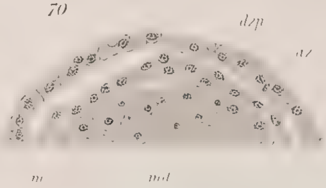
71


dzp
mz
h
az
bz
md
bg2

69

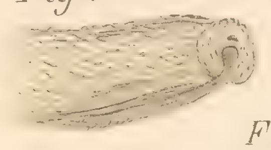


70



Zeitschrift f. wiss Zoologie Bd. LXXII.

Fig. 1.



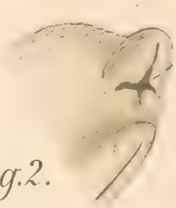


Fig. 2.

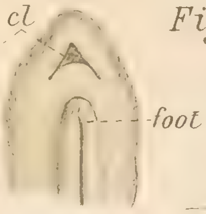


Fig. 3.

Fig. 5.

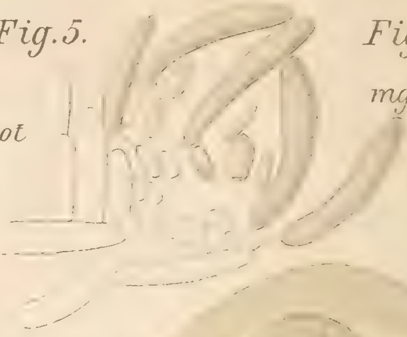


Fig. 7.

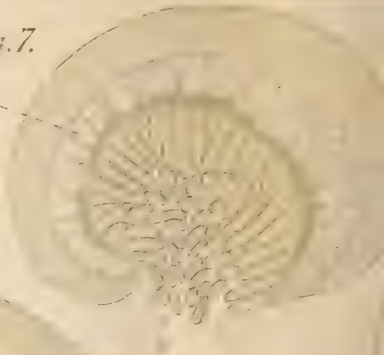


Fig 4.

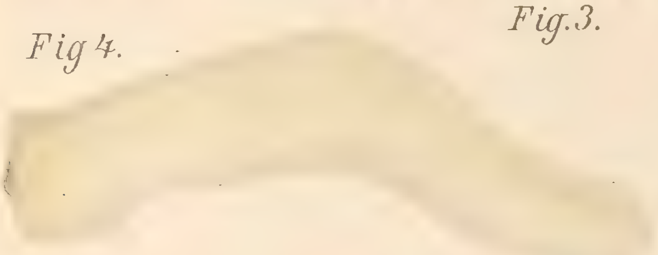
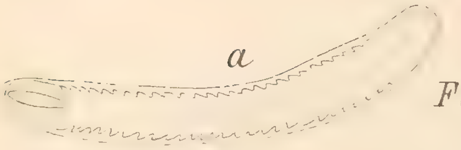


Fig. 6.



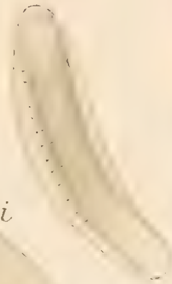


Fig. 8.

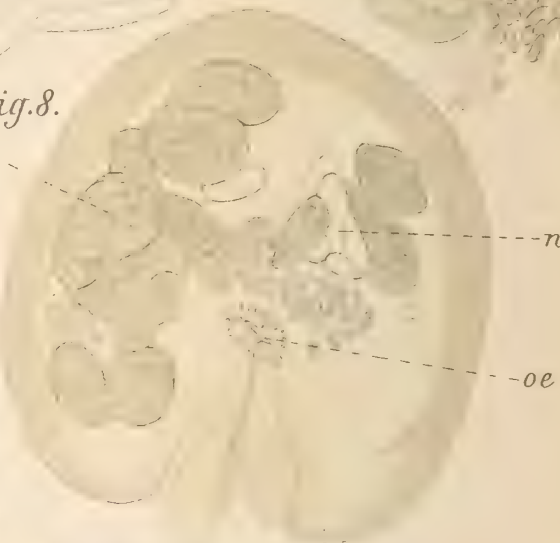


Fig. 12.

Fig. 9.

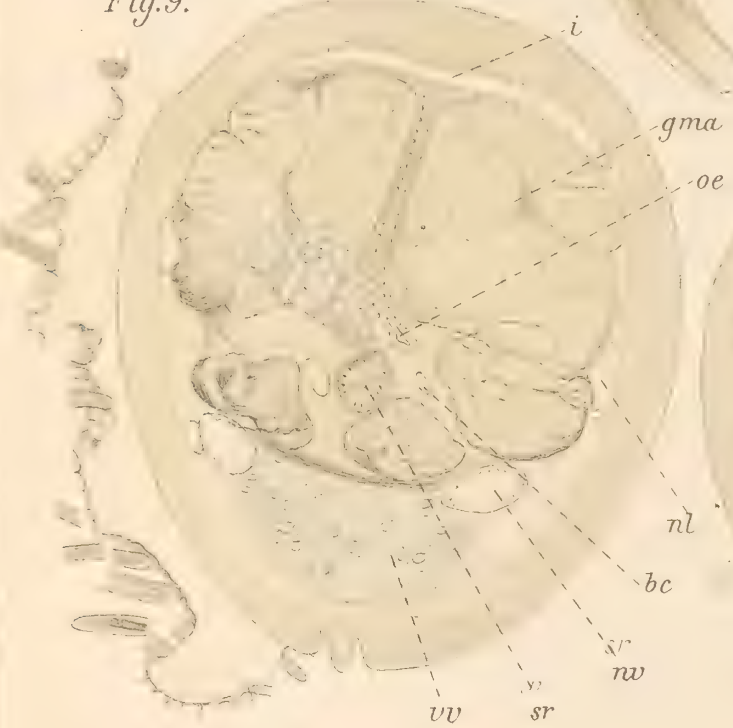

i
gma
oe
nl
bc
sr
nw
vv
sr

Fig. 11.

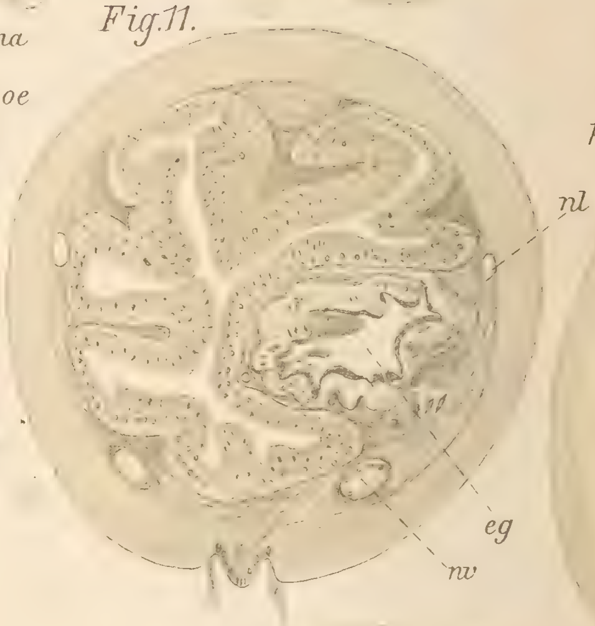


Fig. 13.

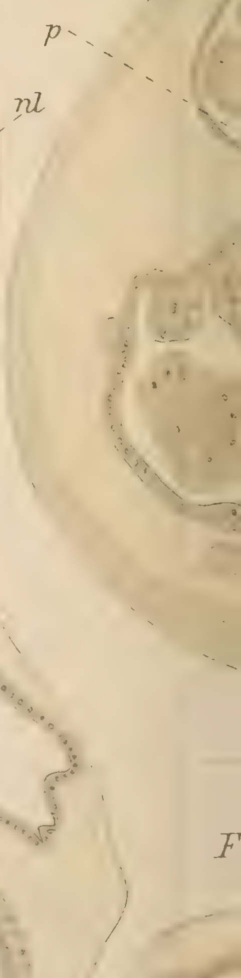


Fig. 10.

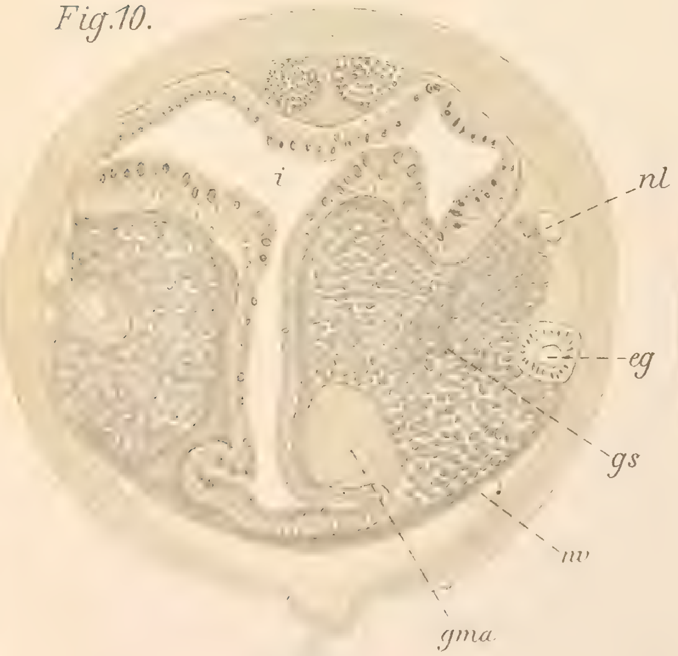
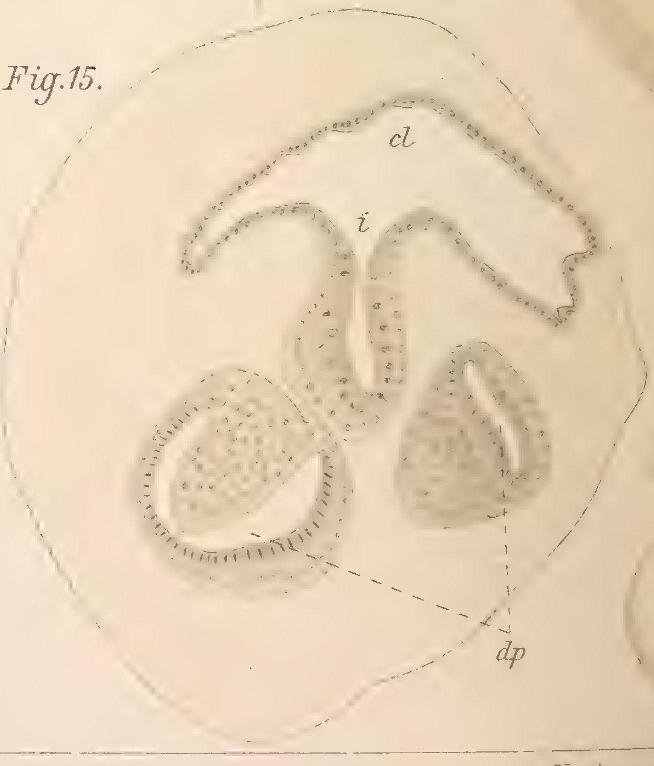

i
nl
eg
gs
nw
gma

Fig. 15.



F

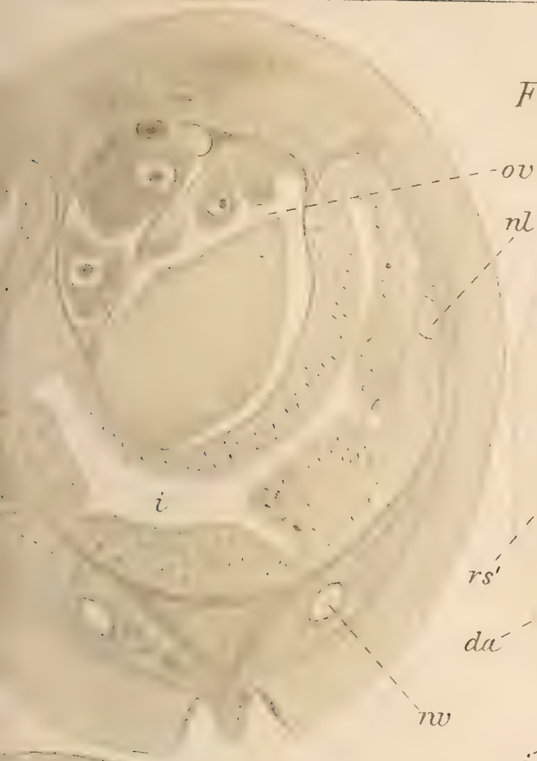
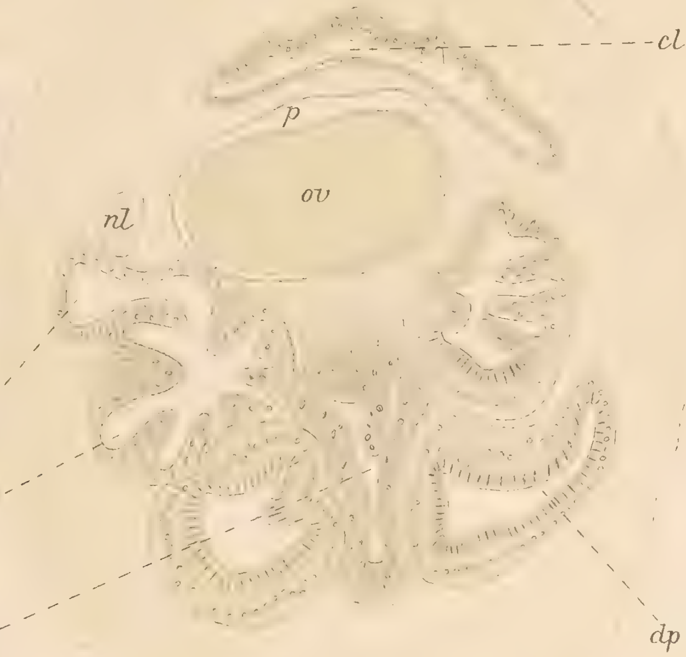


Fig. 14.


cl
p
ov
nl
rs'
da
i
dp

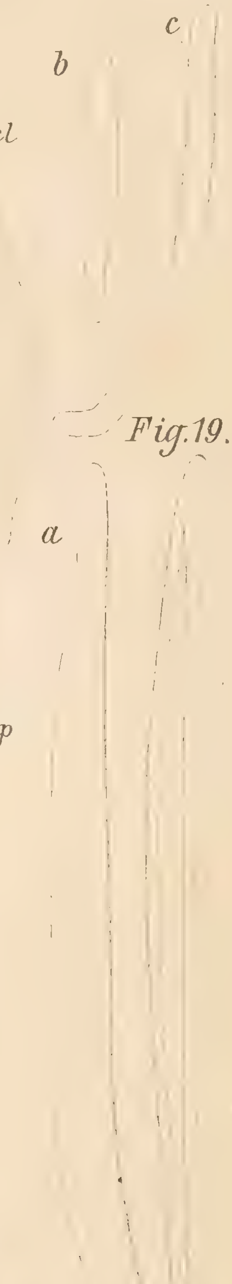


Fig. 19.

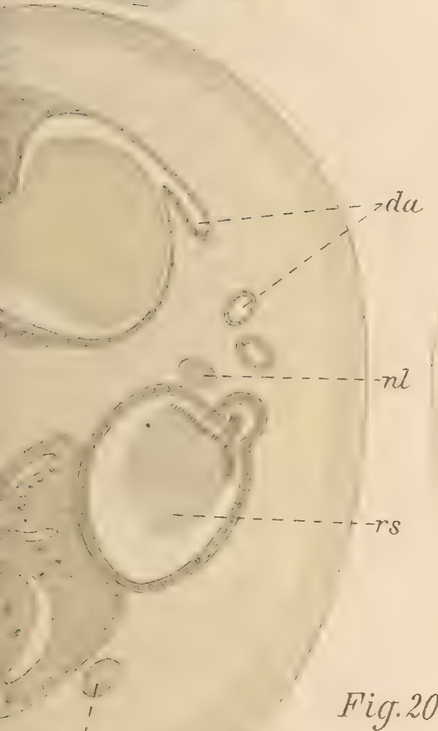


Fig. 16.

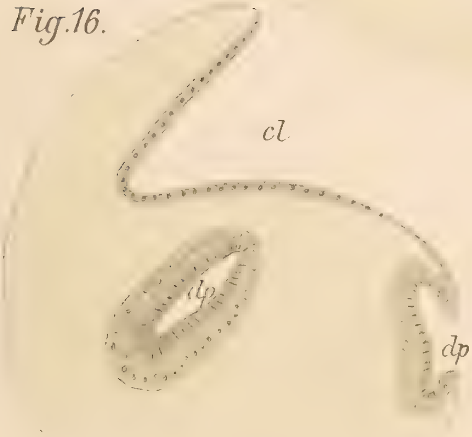


Fig. 18.

Fig. 20.

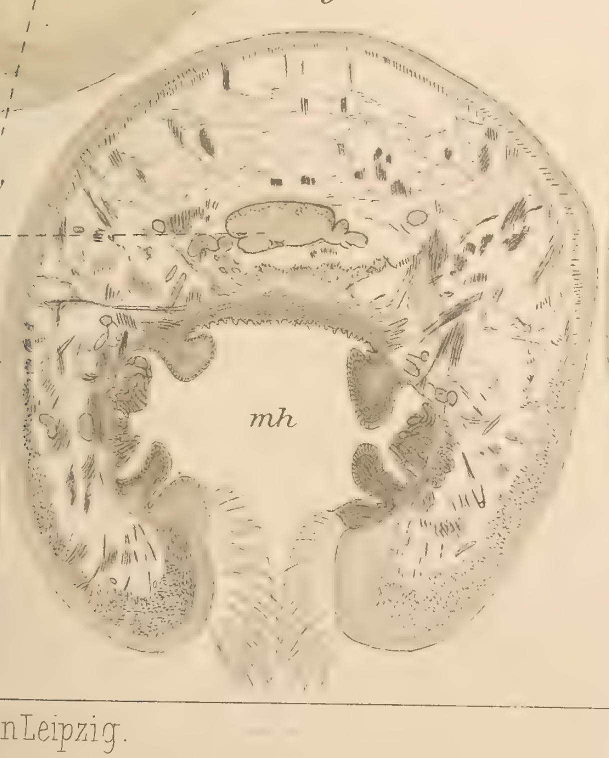
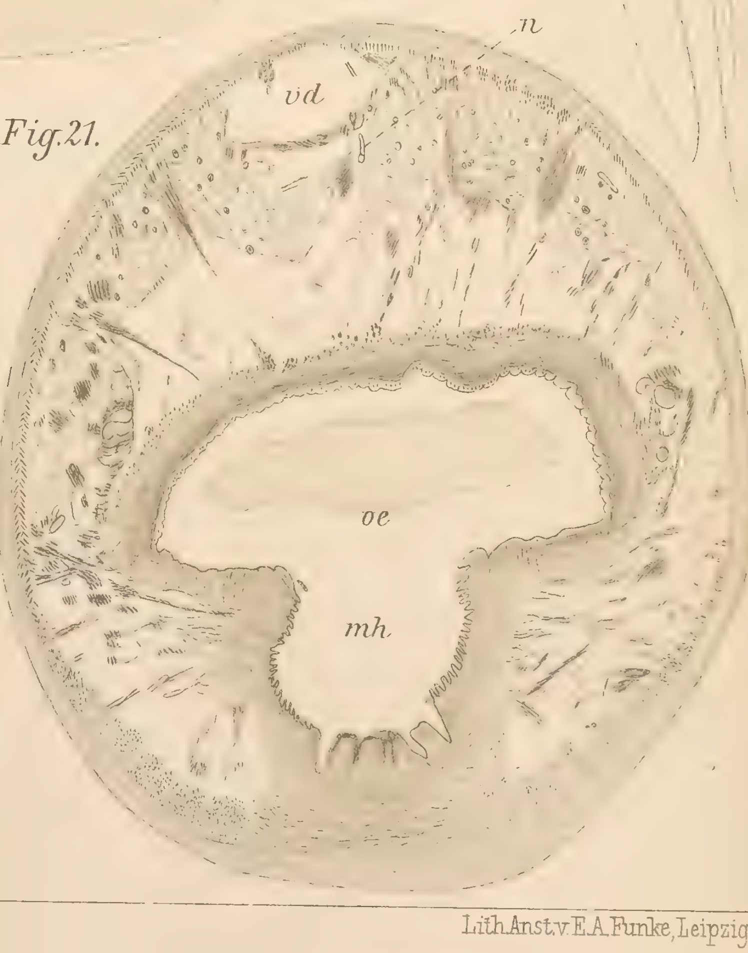


Fig. 21.



nn in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

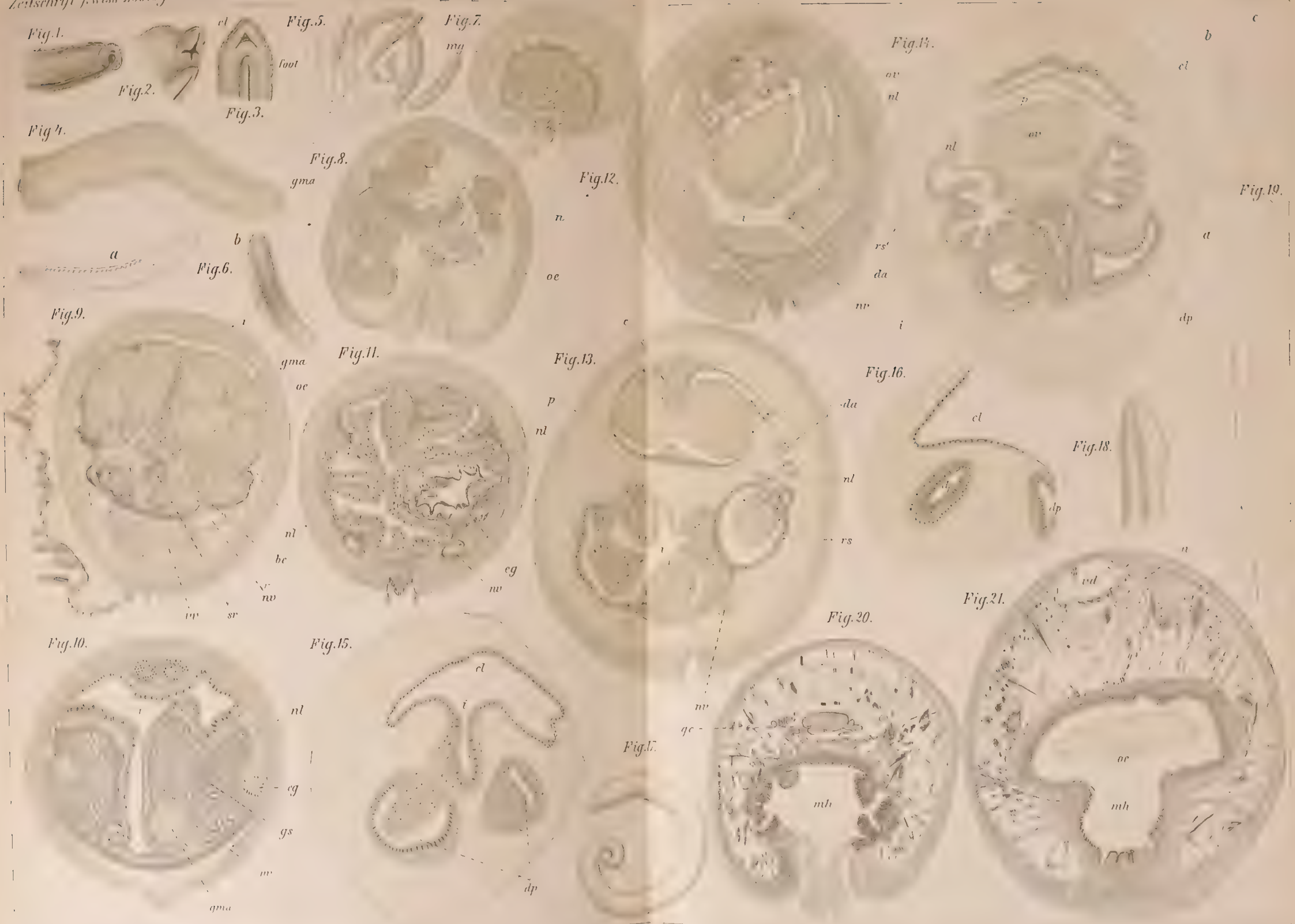


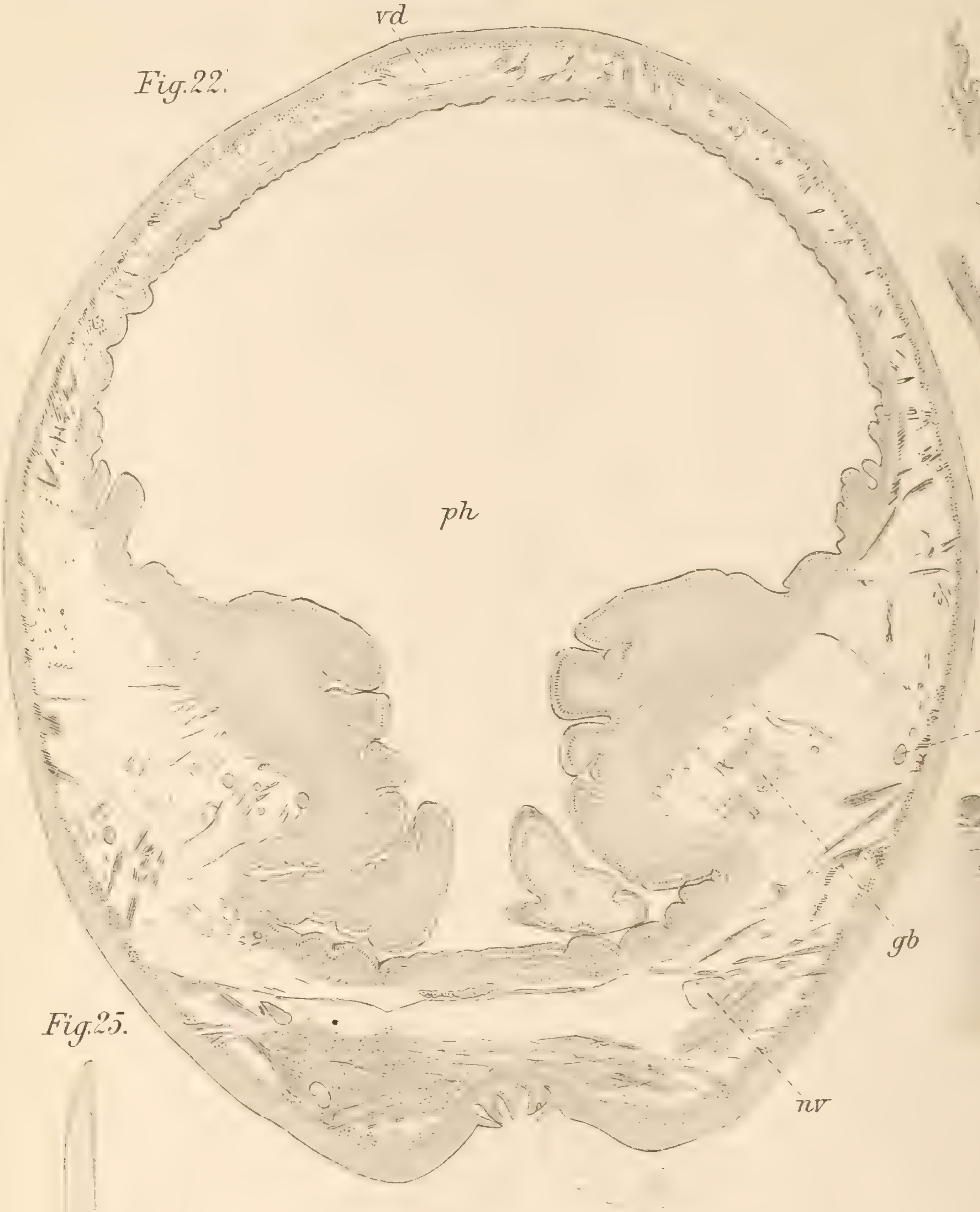
Fig. 1.
Fig. 2.
cl
Fig. 3.
foot
Fig. 5.
Fig. 7.
mg
Fig. 4.
gma
Fig. 8.
Fig. 12.
n
a
b
Fig. 6.
oe
Fig. 9.
i
gma
oe
Fig. 11.
p
nl
nl
bc
nv
vr
sr
cg
nv
Fig. 10.
nl
cg
gs
nv
gma
Fig. 15.
cl
i
dp
Fig. 13.
c
da
nl
rs
Fig. 17.
nv
gc
Fig. 20.
mh
Fig. 14.
ov
nl
rs'
da
nv
i
c
b
cl
p
ov
nl
Fig. 19.
a
dp
Fig. 16.
cl
dp
Fig. 18.
a
Fig. 21.
vd
oe
mh

Fig. 1-3 Haddon, Fig. 4-21 Thiele gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Fig. 22.


vd
ph
nl
gb
nv

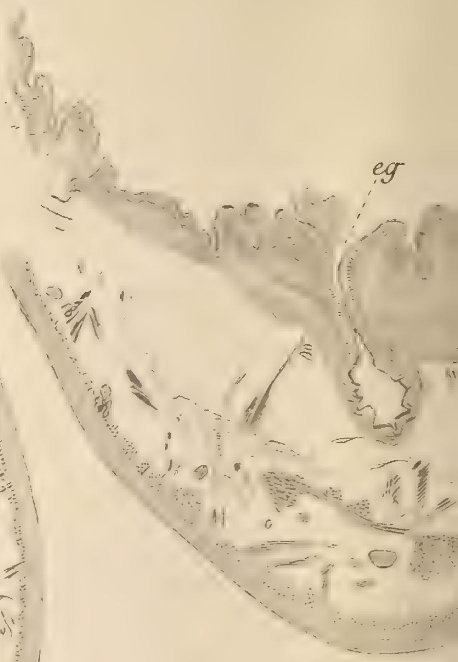


Fig. 27.

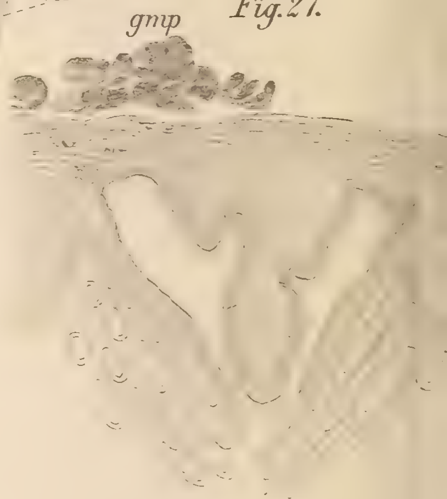


Fig. 25.

Fig. 29.

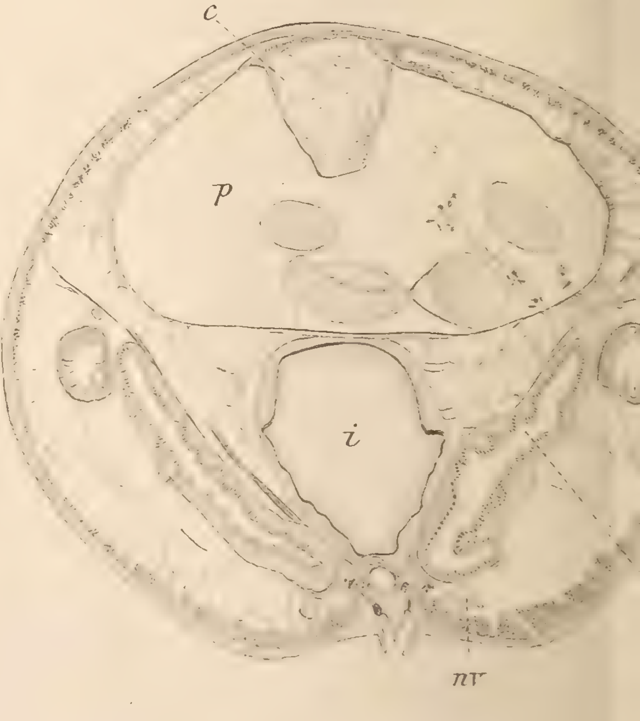
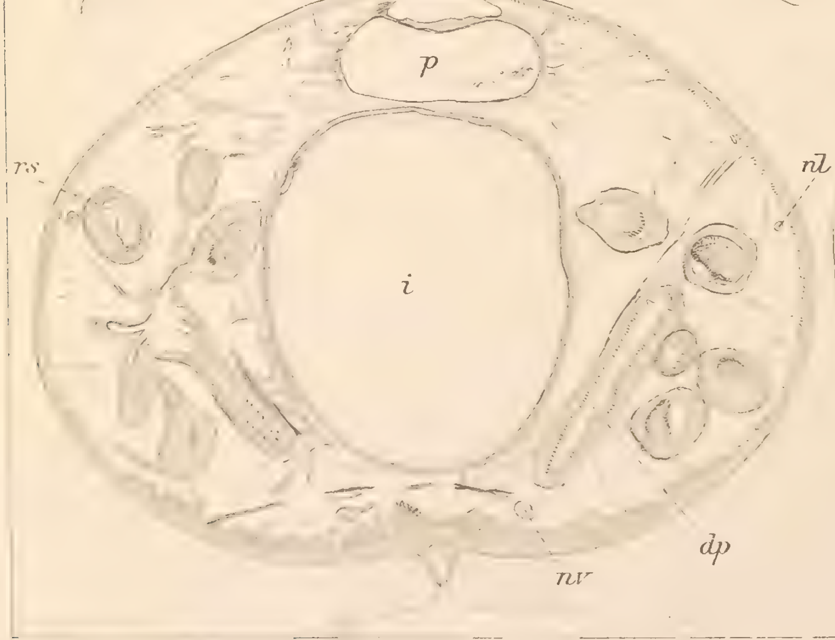


Fig. 35.

Fig. 28.


p
rs
i
nl
dp
nv

Verlag v. Wilhelm

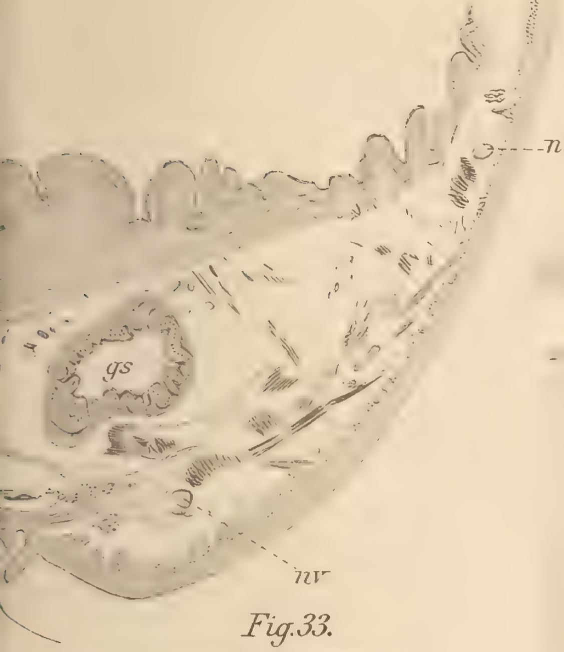


Fig. 33.

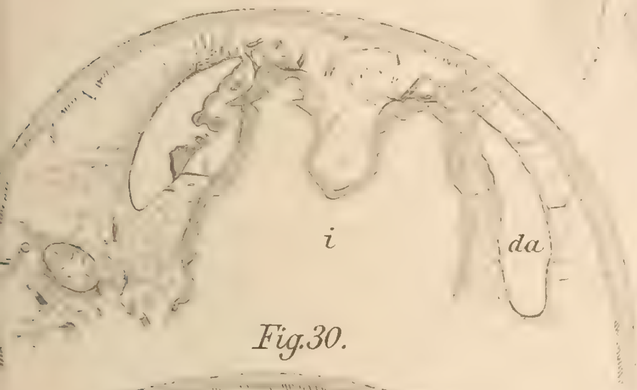


Fig. 24.

Fig. 26.

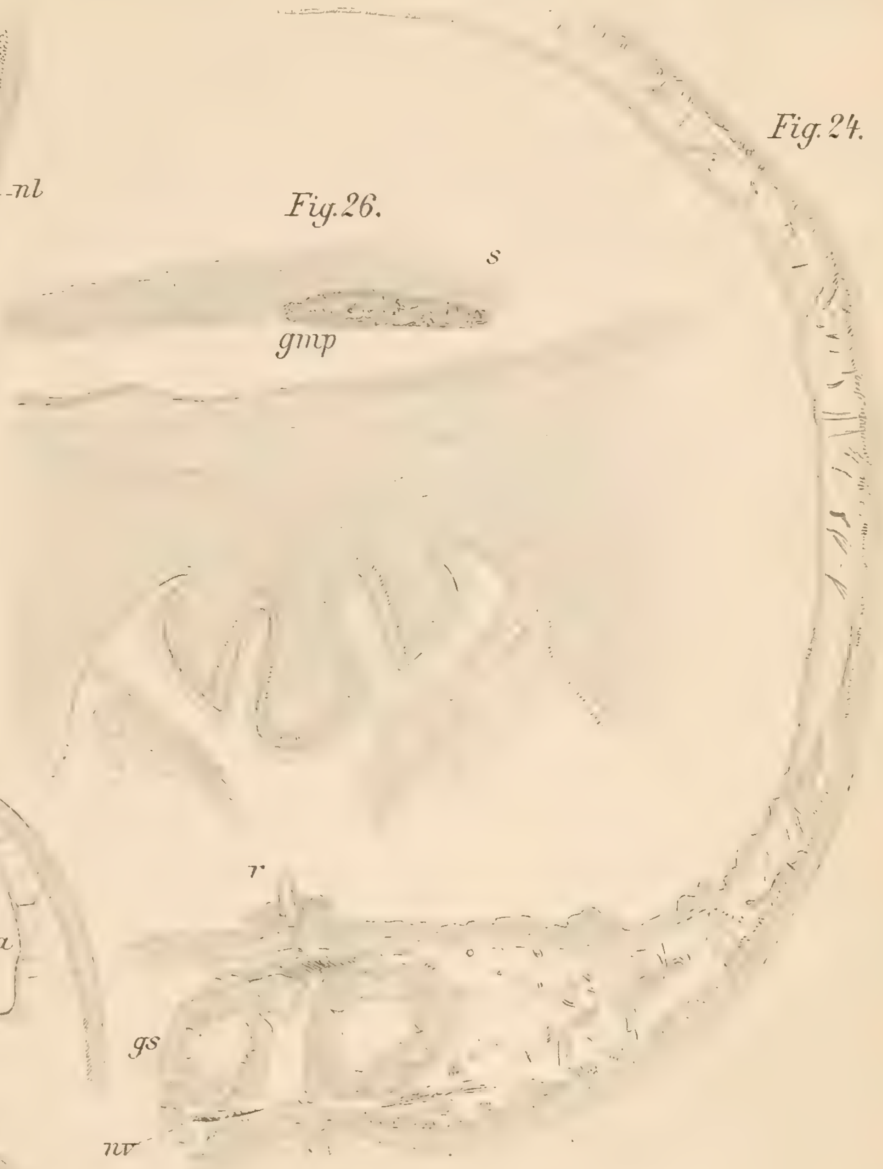


Fig. 30.

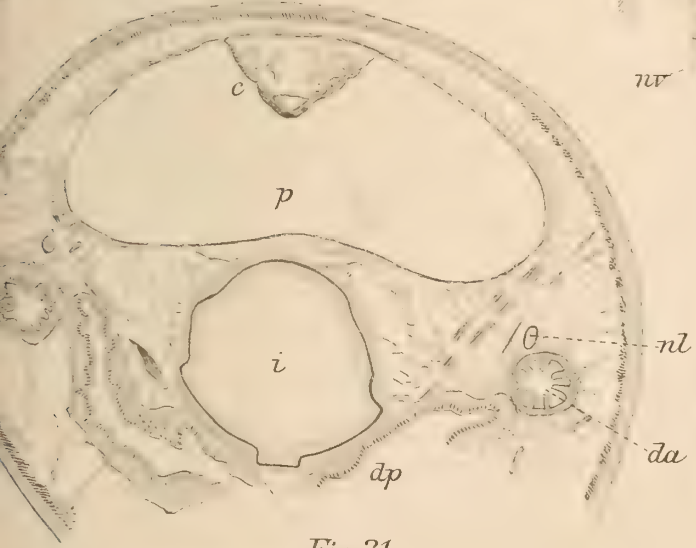


Fig. 32.

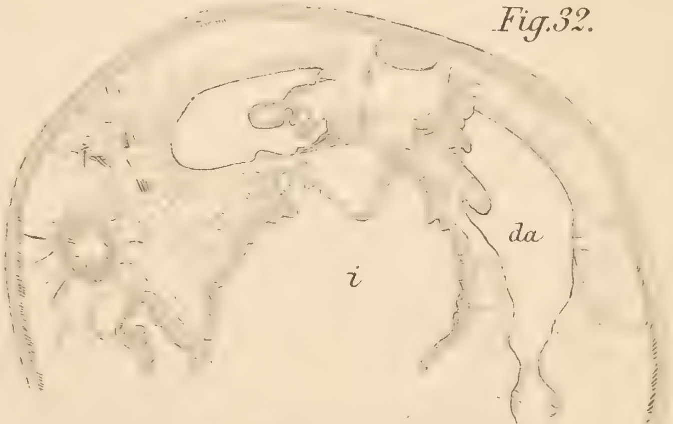


Fig. 31.

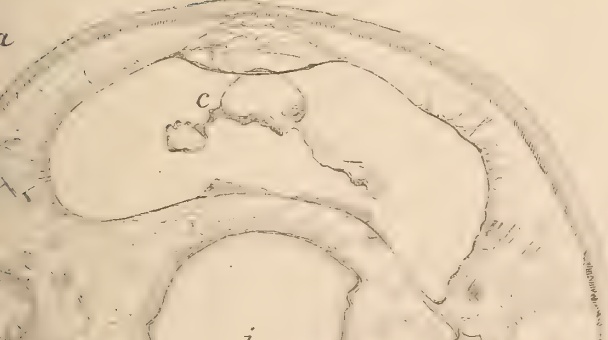
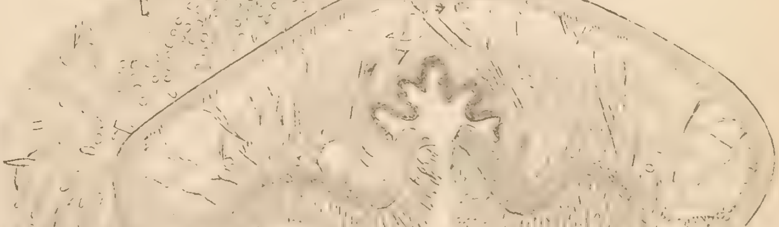


Fig. 34.



nn in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 22.

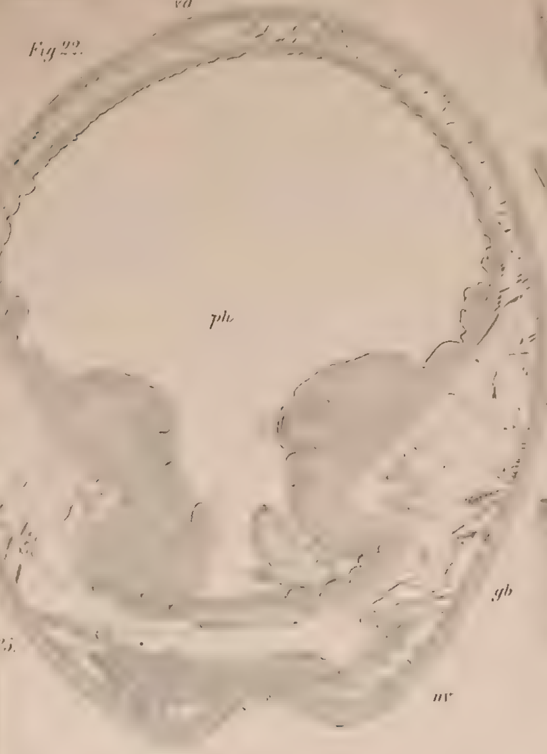


Fig. 25.

Fig. 23.

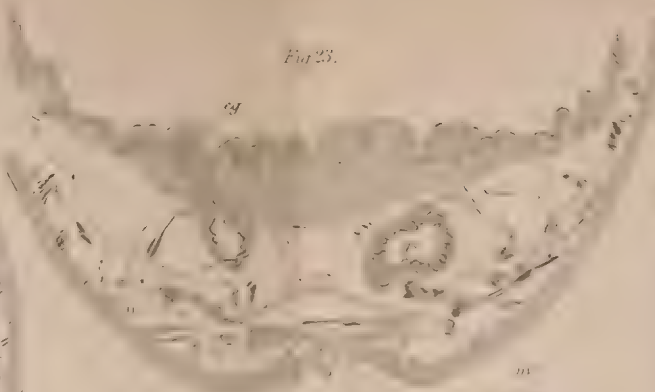


Fig. 24.

Fig. 26.

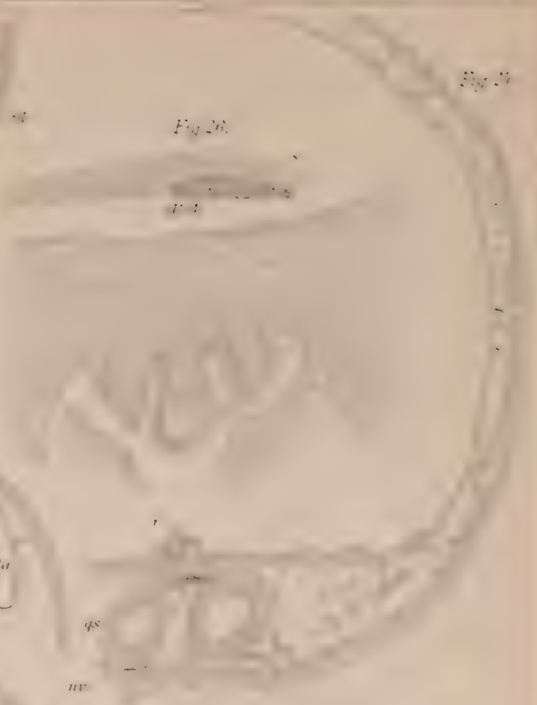


Fig. 27.

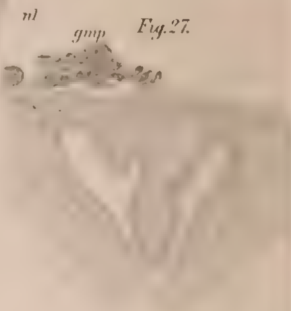


Fig. 33.

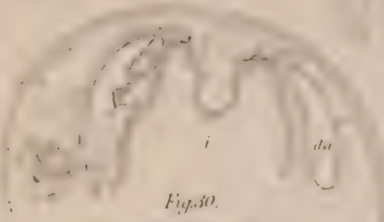


Fig. 30.

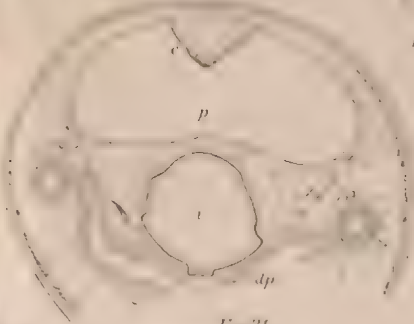


Fig. 32.

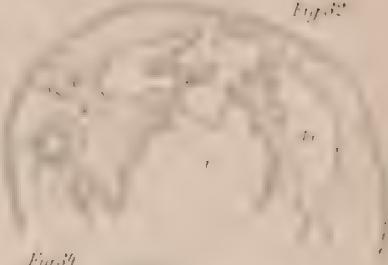


Fig. 28.

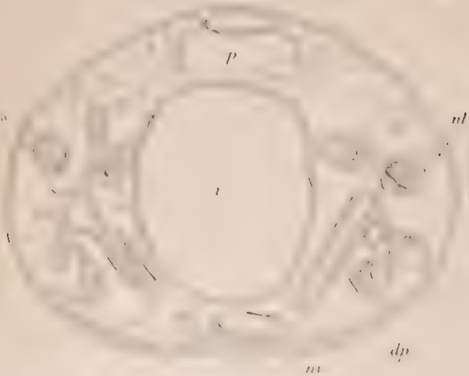


Fig. 35.

Fig. 29.

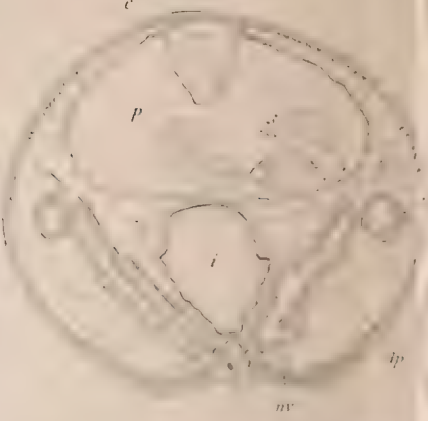

c
p
i
nl
la
ip
mv

Fig. 31.

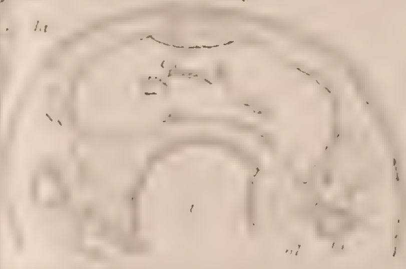
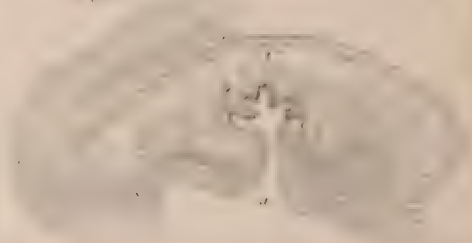


Fig. 34.



Wilhelm Engelmann

Fig. 36.

Fig. 40.

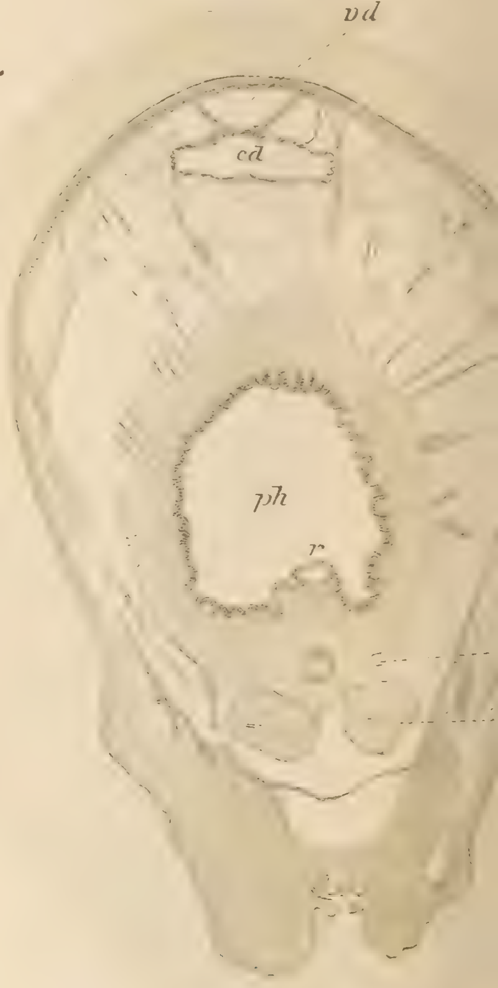


Fig. 38.

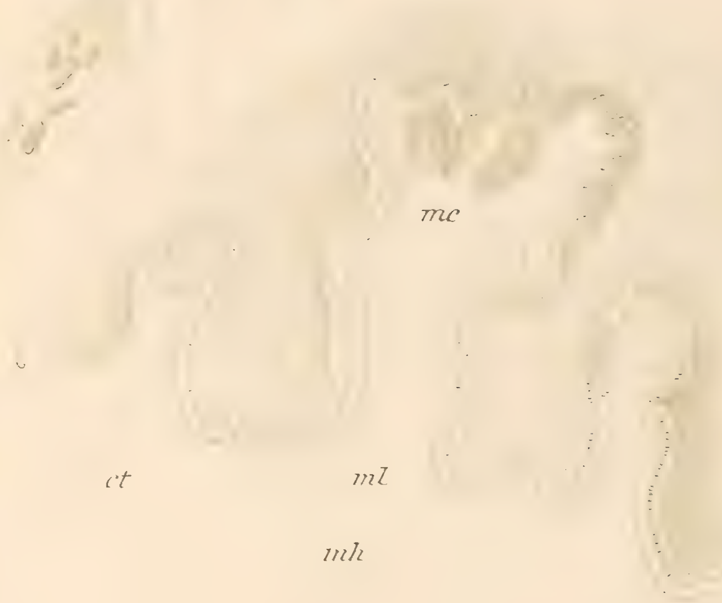


Fig. 39.

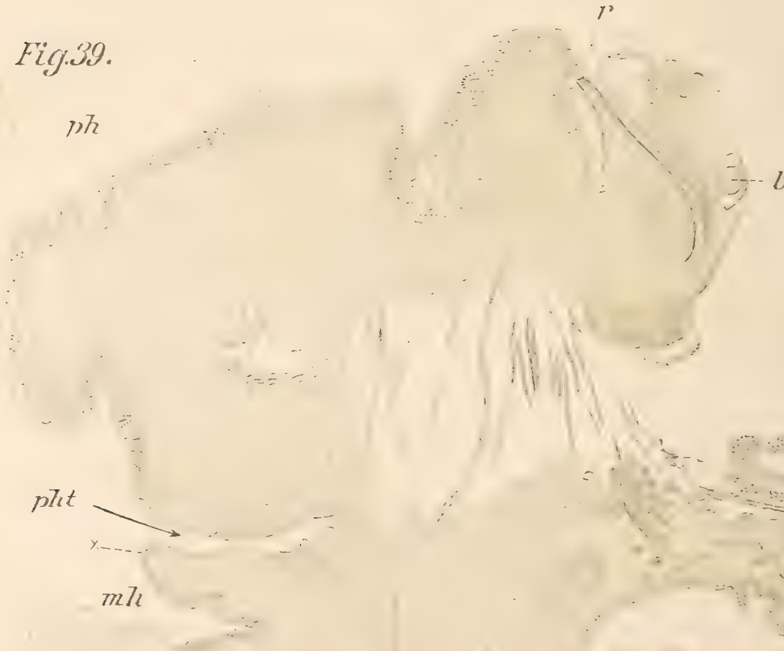
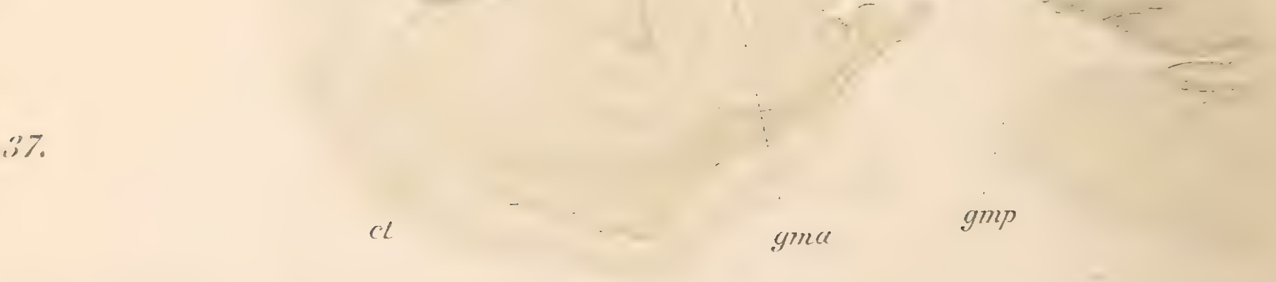

r
bcm
ph
pht
mh

Fig. 37.



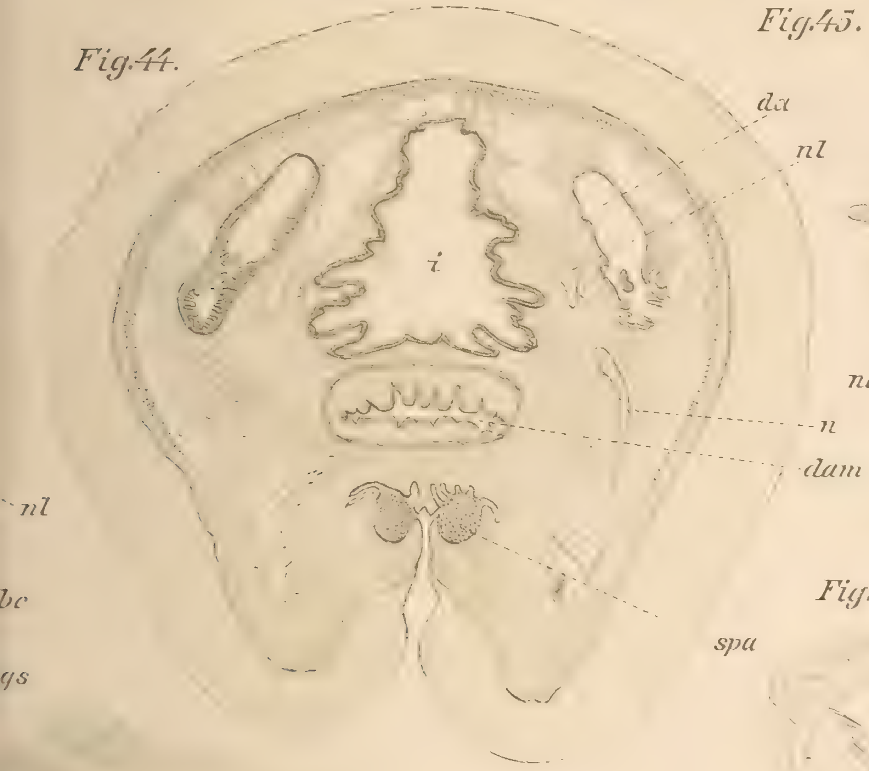


Fig. 44.
i
da
nl
n
dam
spa
nl
bc
gs

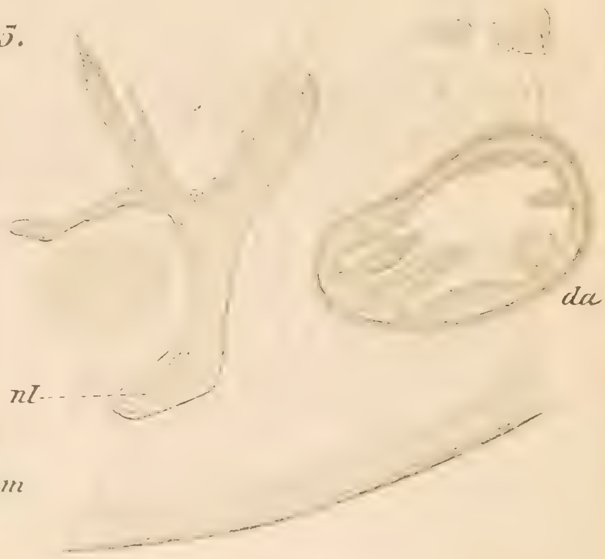


Fig. 45.

Fig. 47.

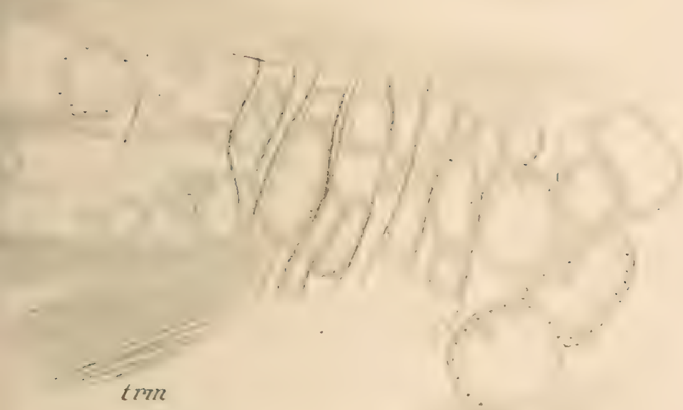


Fig. 43.

Fig. 46.

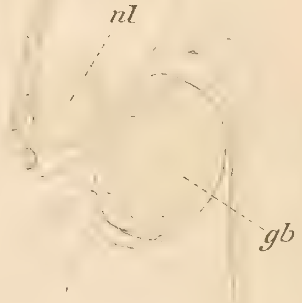


Fig. 49.

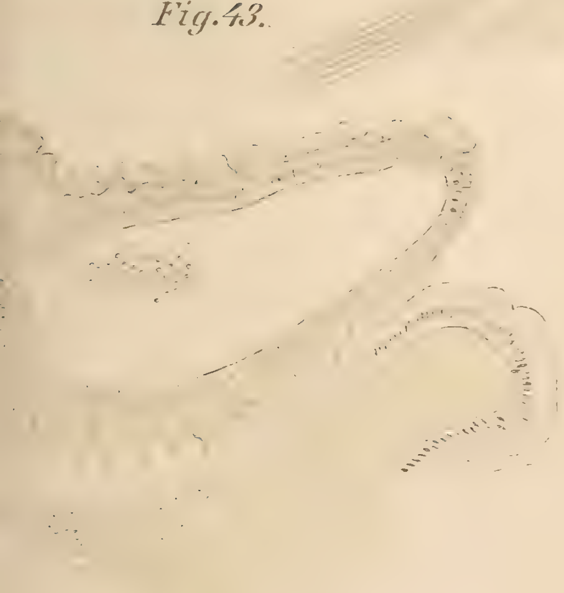


Fig. 41.

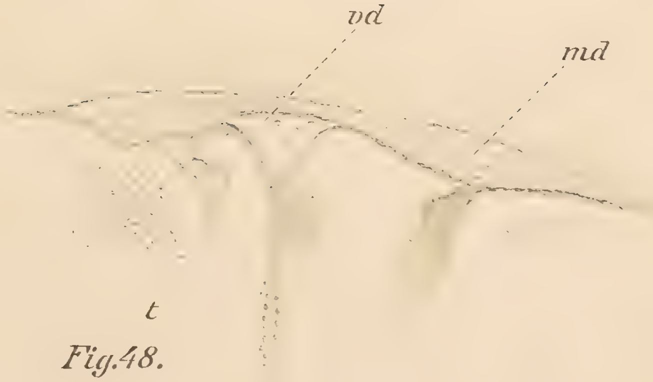


Fig. 48.

n in Leipzig.

Fig. 36.

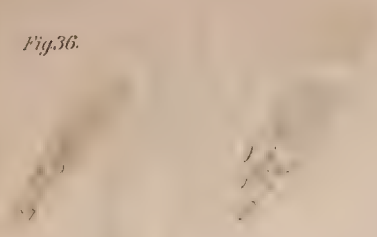


Fig. 38.

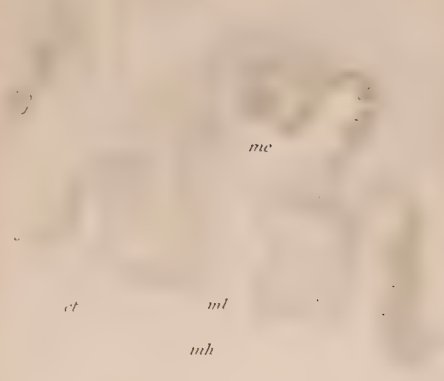


Fig. 40.

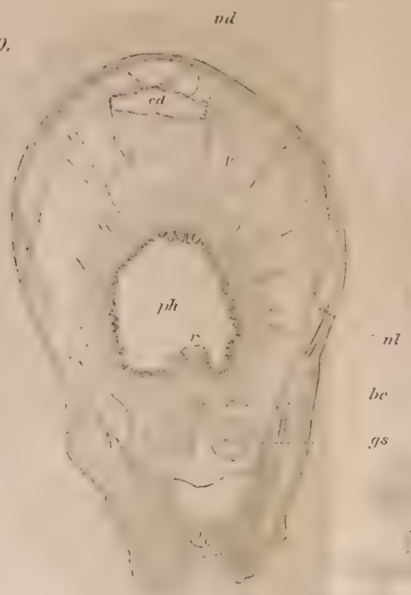

vd
cd
r
ph
r
nl
bc
gs

Fig. 44.

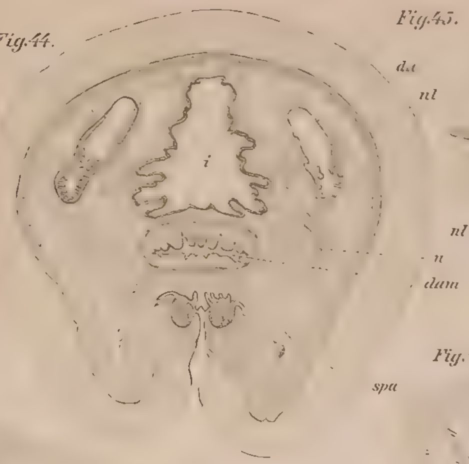


Fig. 45.

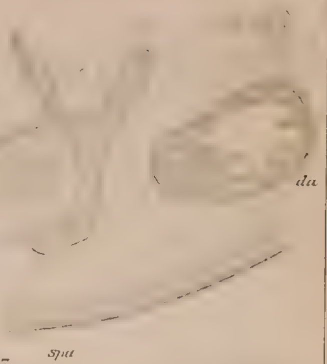


Fig. 47.

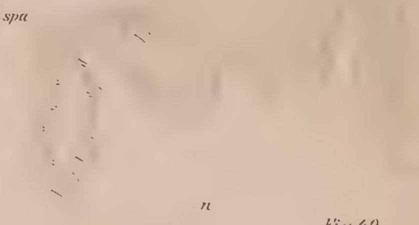


Fig. 39.

Fig. 42.

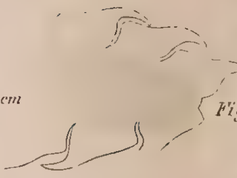


Fig. 43.

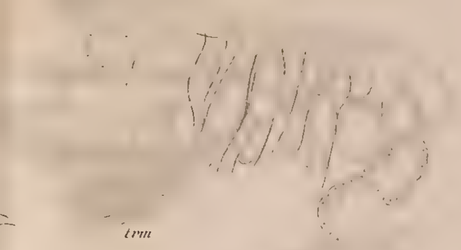


Fig. 49.

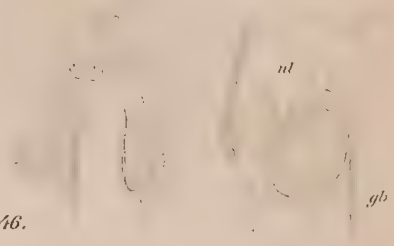


Fig. 37.

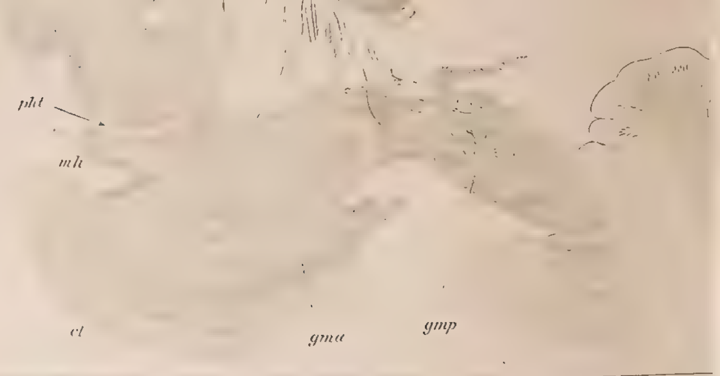

pht
mh
ct
gma
gmp

Fig. 41.

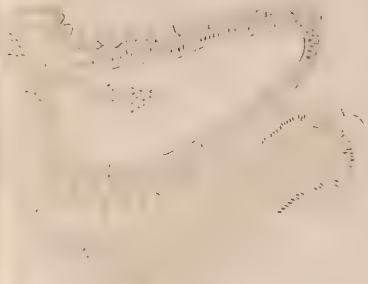


Fig. 46.

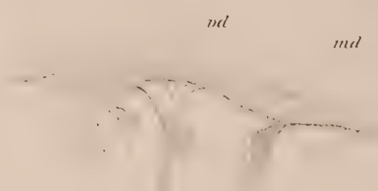


Fig. 48.

Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.

Fig. 50.

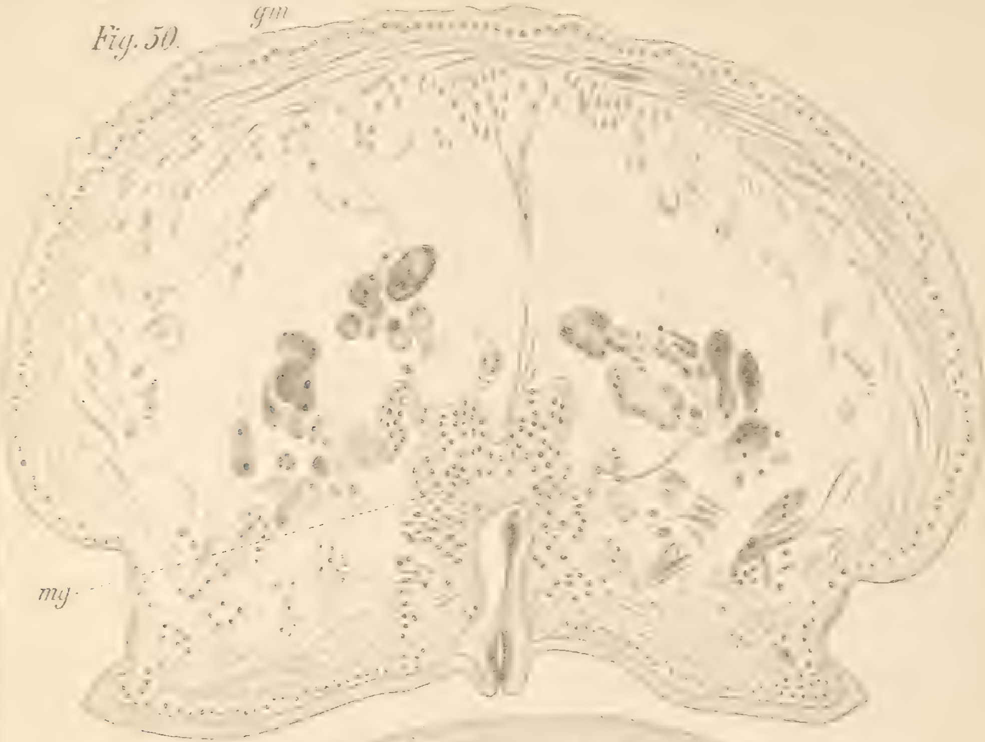


Fig. 52.

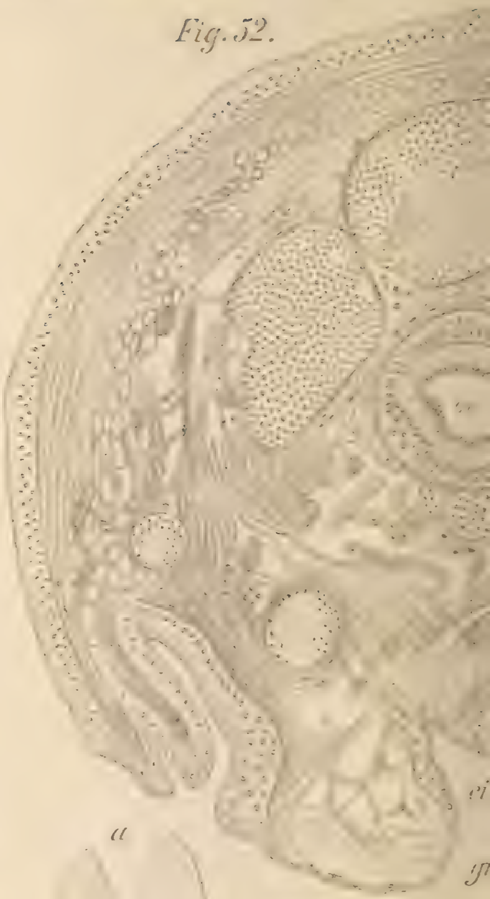


Fig. 51.

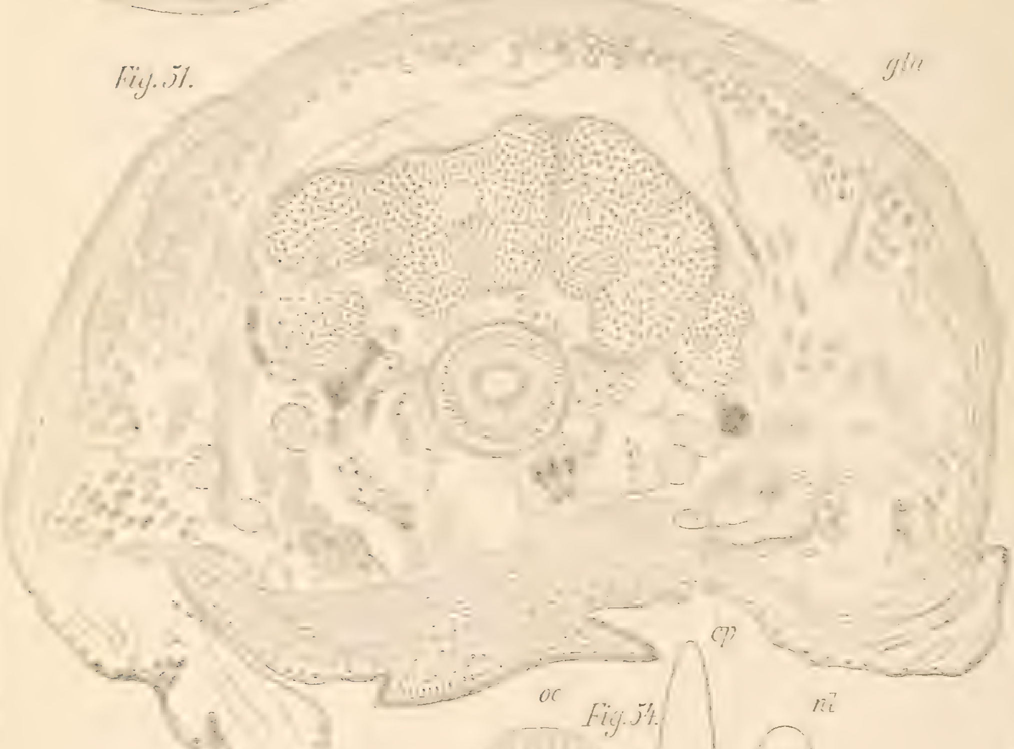


Fig. 57.

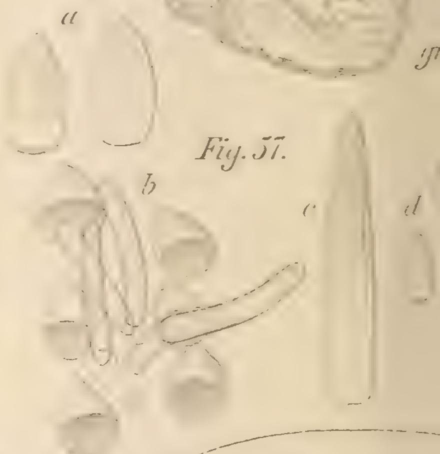


Fig. 54.

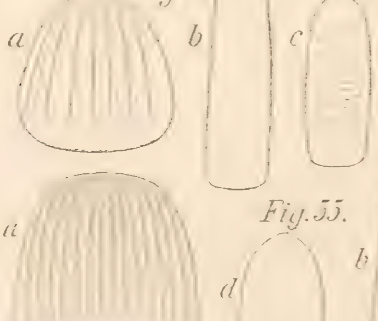


Fig. 58.

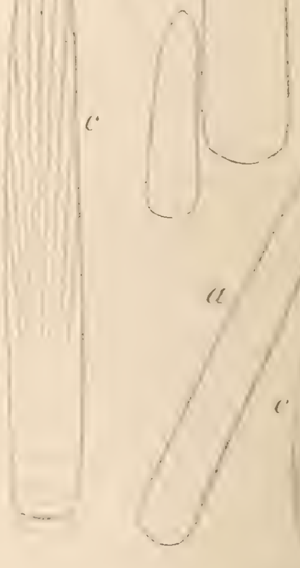


Fig. 53.

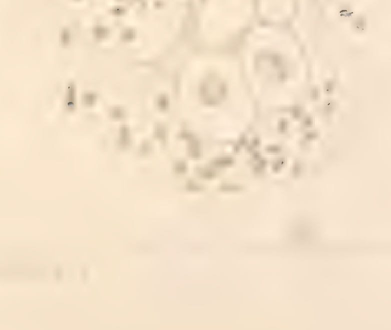


Fig. 55.

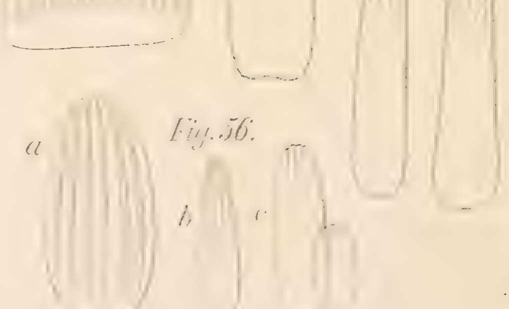


Fig. 56.

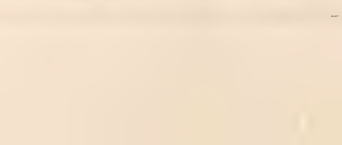
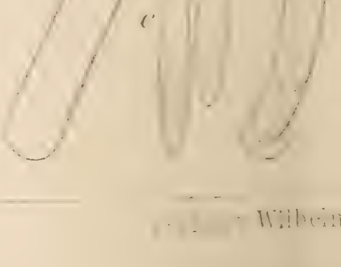


Fig. 59.



Wilhelm

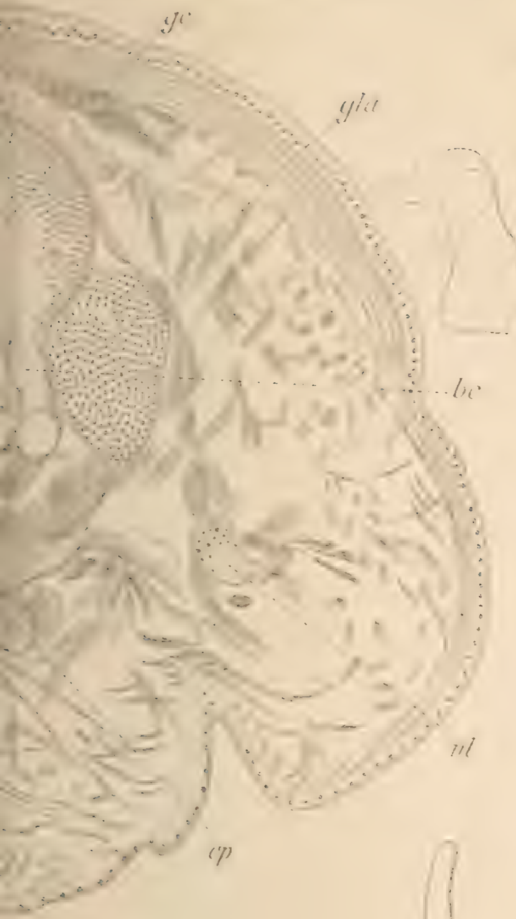
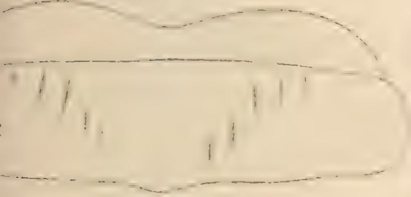

gc
gla
bc
nl
cp

Fig. 60.



g. 61.

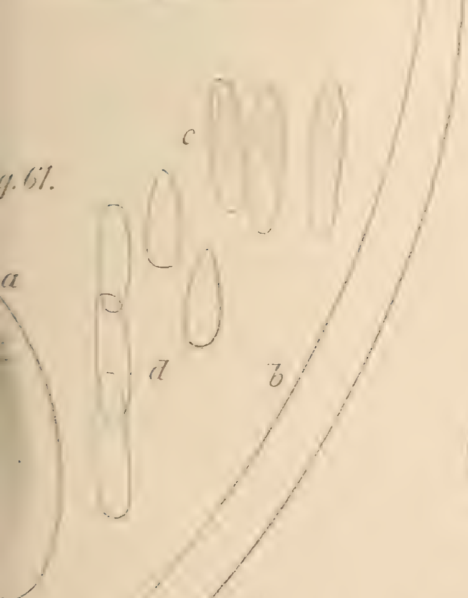


Fig. 62.

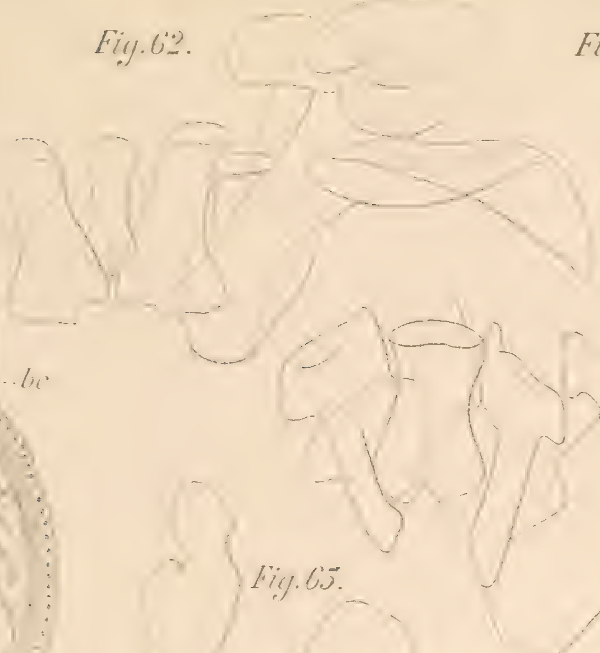


Fig. 64.

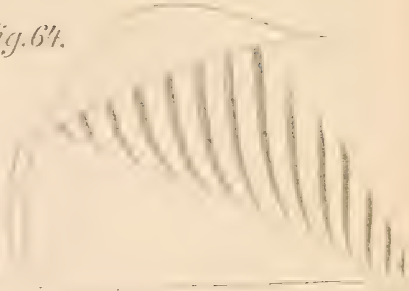


Fig. 63.

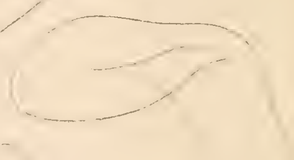


Fig. 65.

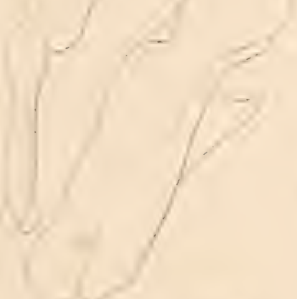


Fig. 66.

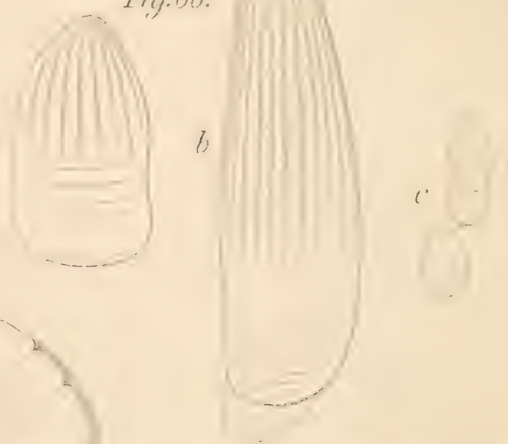


Fig. 67.

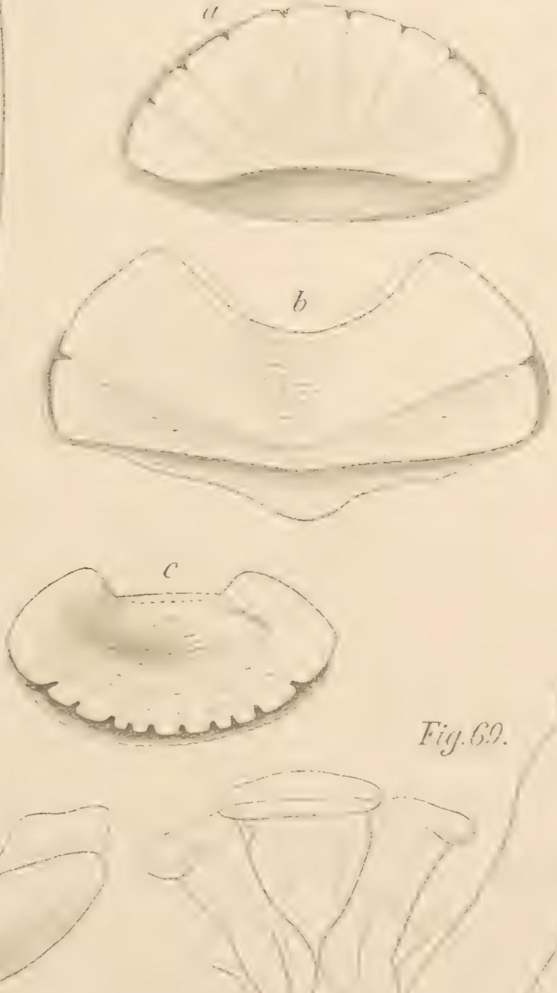


Fig. 68.

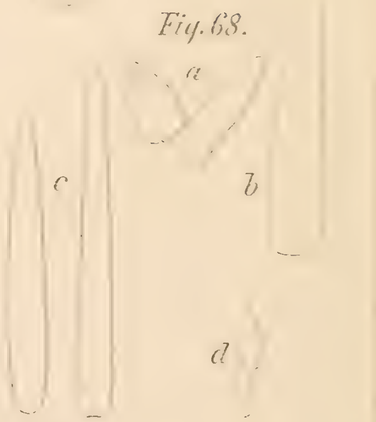
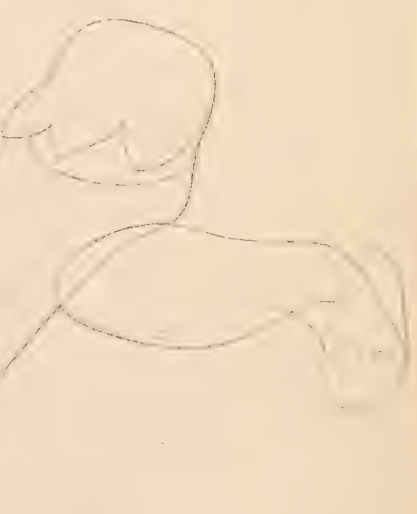


Fig. 69.



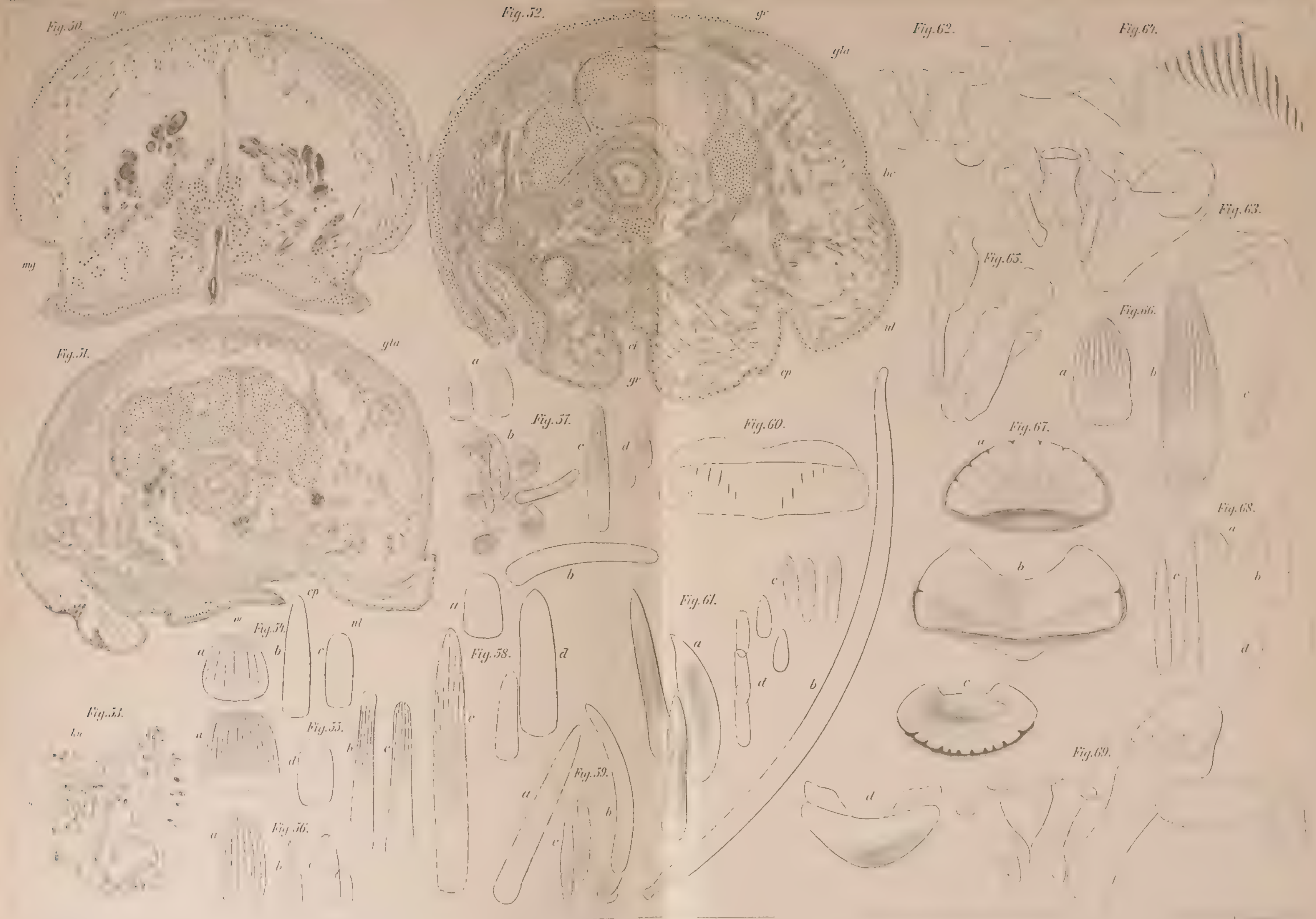


Fig. 50.
gr
mg
Fig. 51.
gla
cp
nl
Fig. 52.
gr
gla
bc
ci
gr
cp
nl
Fig. 53.
Fig. 54.
a
b
c
a
di
a
Fig. 55.
b
c
Fig. 56.
b
Fig. 57.
a
b
c
d
Fig. 58.
a
b
c
d
Fig. 59.
a
b
c
Fig. 60.
Fig. 61.
a
b
c
d
Fig. 62.
Fig. 63.
Fig. 64.
Fig. 65.
Fig. 66.
a
b
c
Fig. 67.
a
b
c
d
Fig. 68.
a
b
c
d
Fig. 69.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Fig. 70.

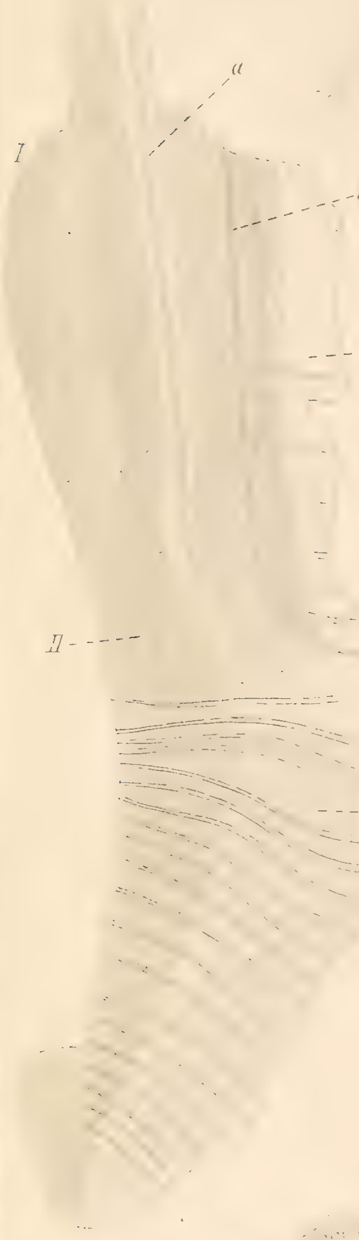


Fig. 71.

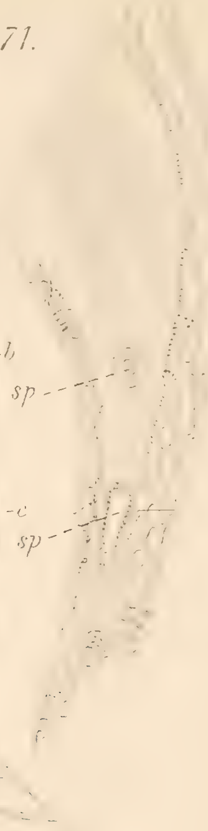


Fig. 74.

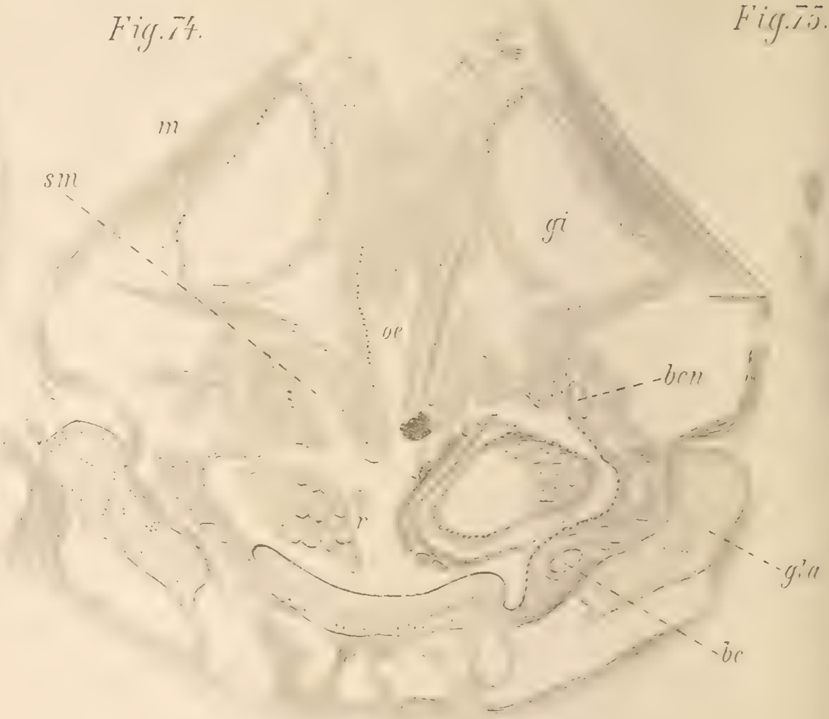

m
sm
gi
oe
bcn
r
g'a
bc

Fig. 75.

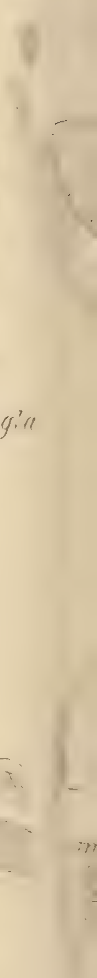
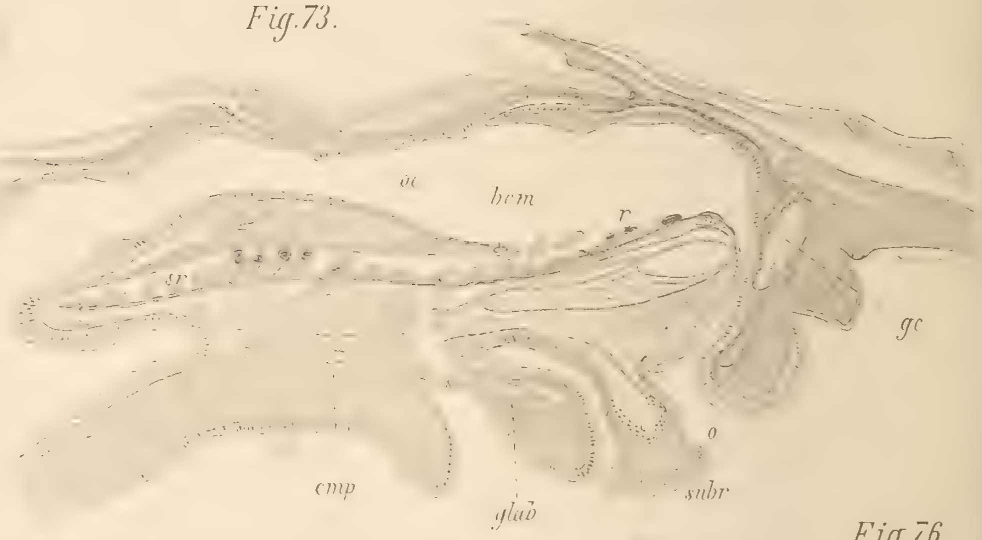


Fig. 73.


oe
bcm
r
sr
gc
o
cmp
glab
subr
gsr

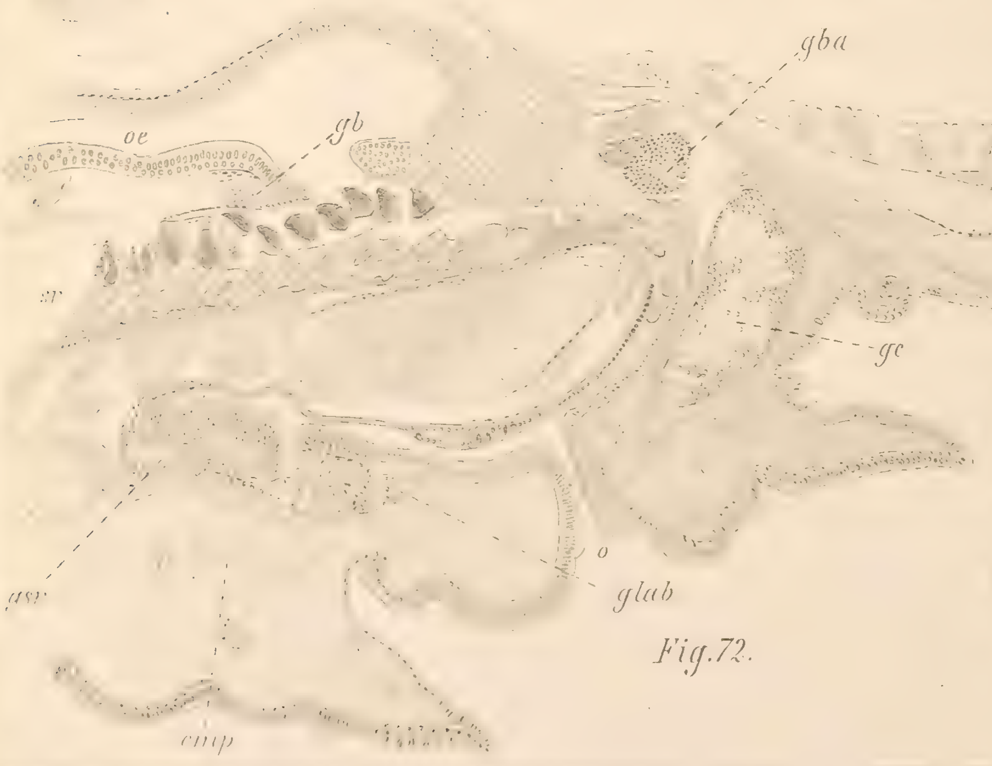
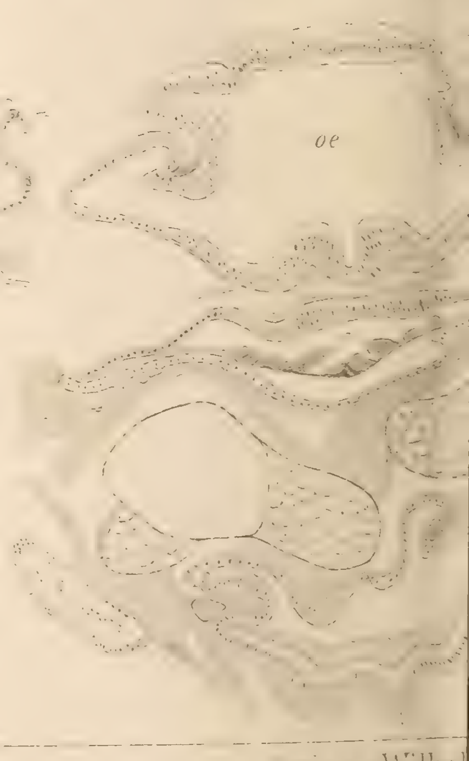

gba
oe
gb
sr
gc
asr
o
glab
cmp

Fig. 72.

Fig. 76.



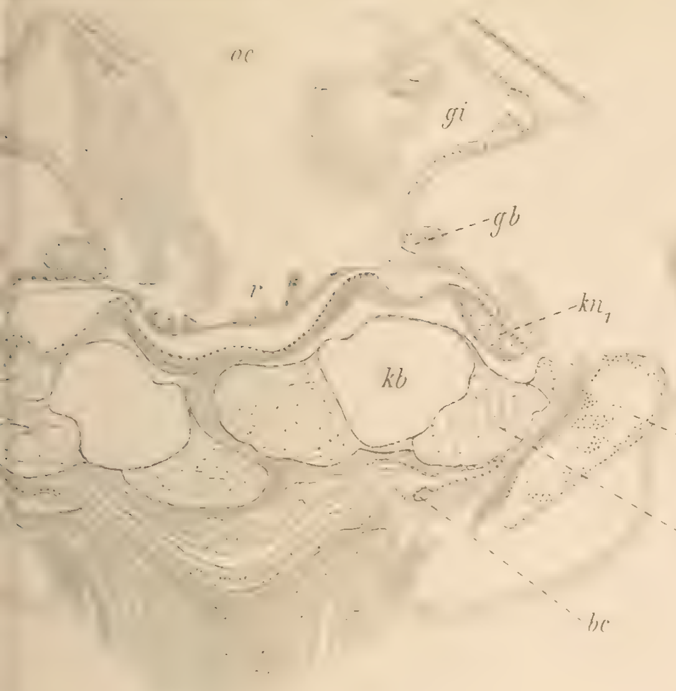
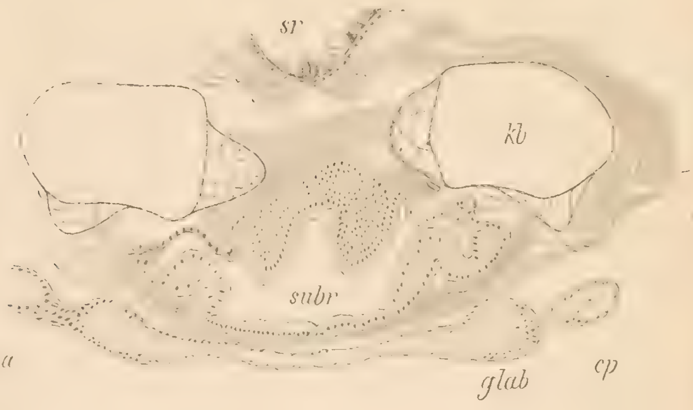

oc
gi
gb
r
kn1
kb
gla
kn
bc

Fig. 77.


sr
kb
subr
glab
ep

.78.

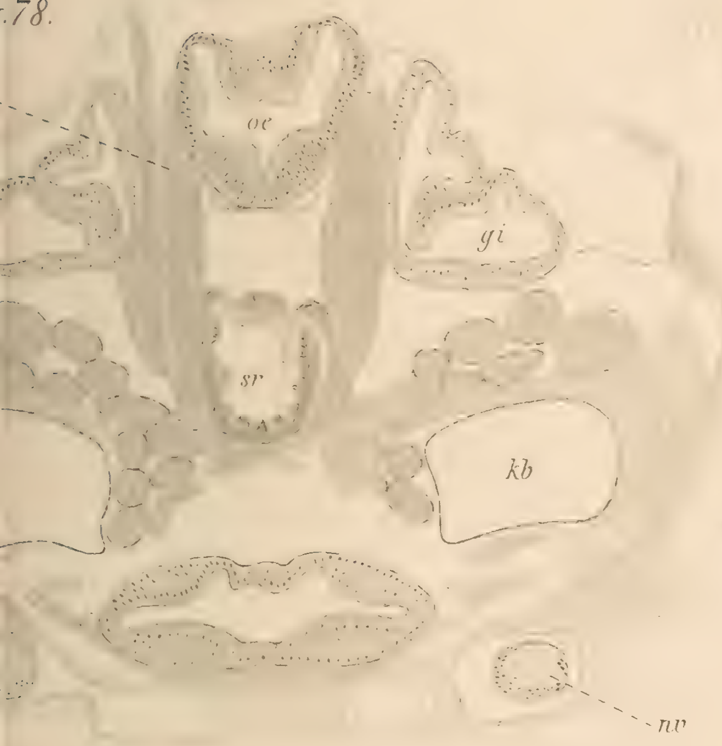

oe
gi
sr
kb
nv

Fig. 79.

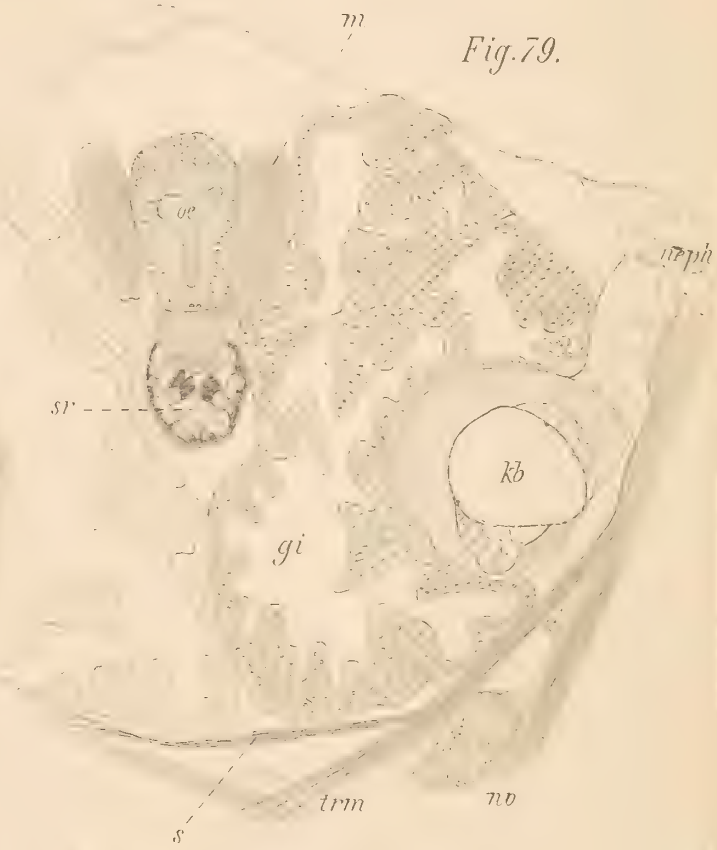
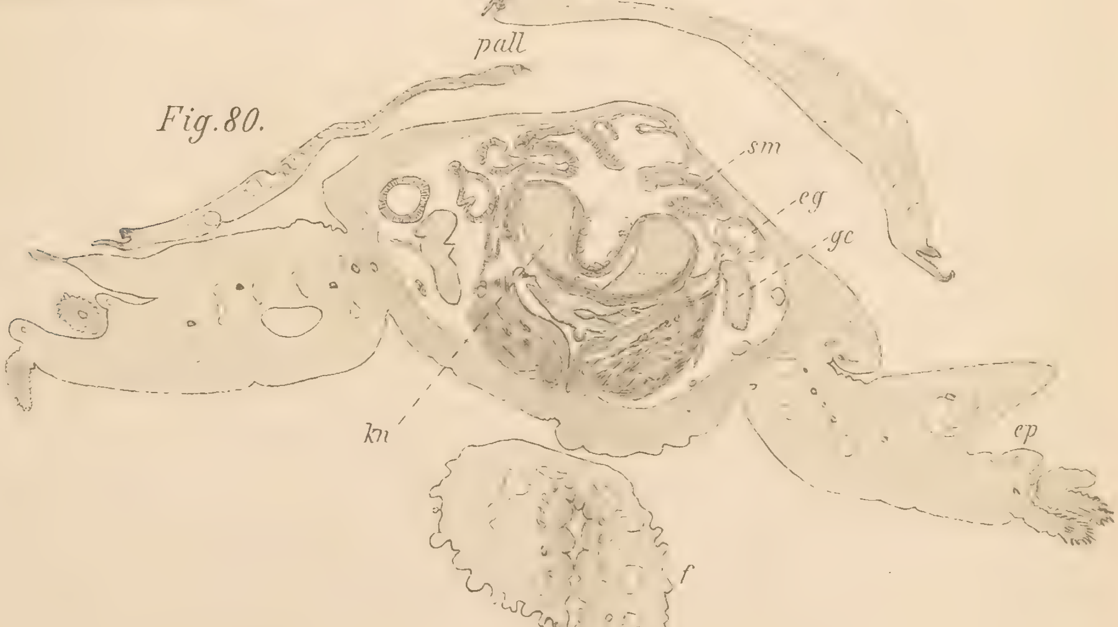

m
oe
neph
sr
kb
gi
s
trm
nv

Fig. 80.


pall
sm
eg
gc
kn
ep
f

mann [illegible]

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig 70. Fig 71.

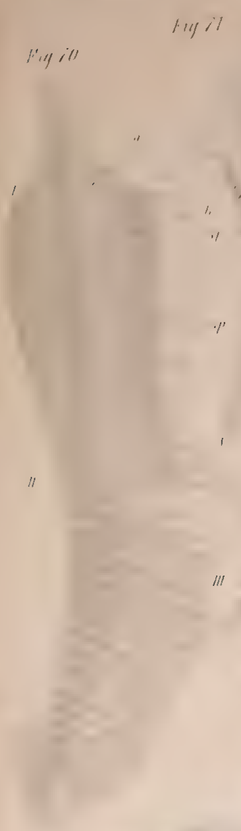
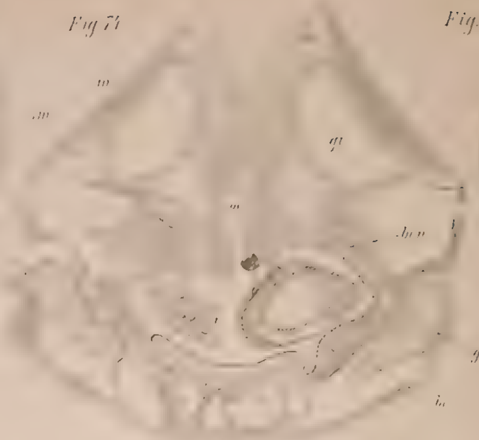
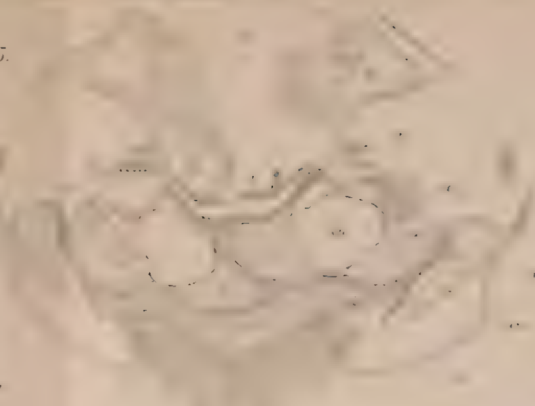


Fig 74.



m
m
gt
bcm
g'a
ia

Fig 75.



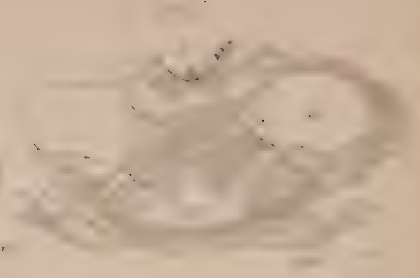
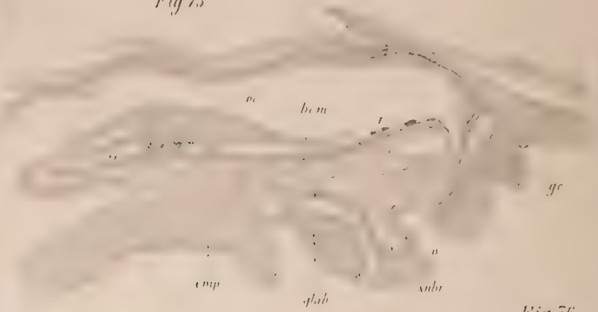
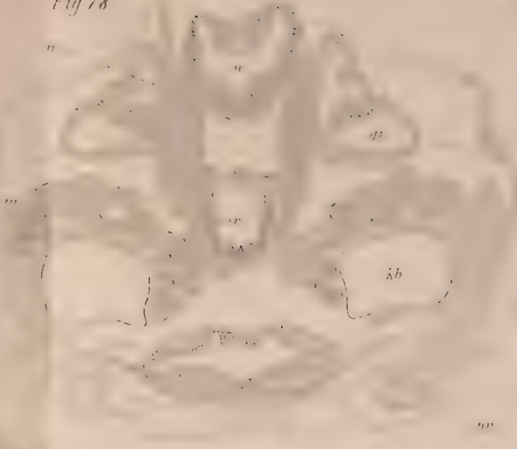


Fig 73.



oc
bcm
gc
o
cmp
glab
suba
gsr

Fig 78.



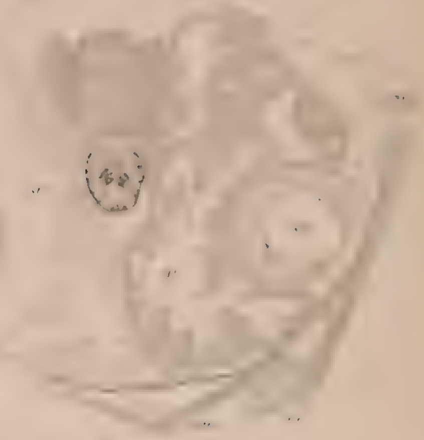


Fig 72.

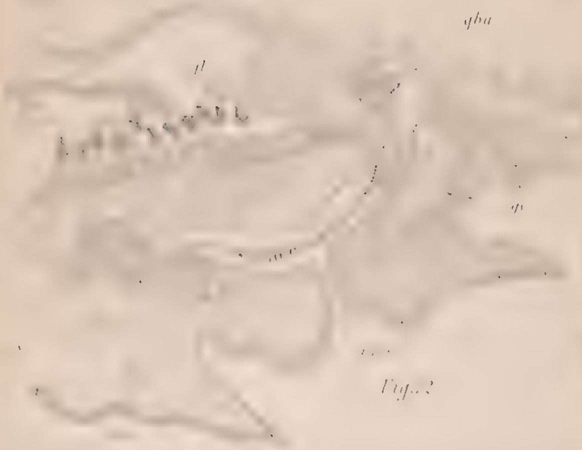


Fig 76.

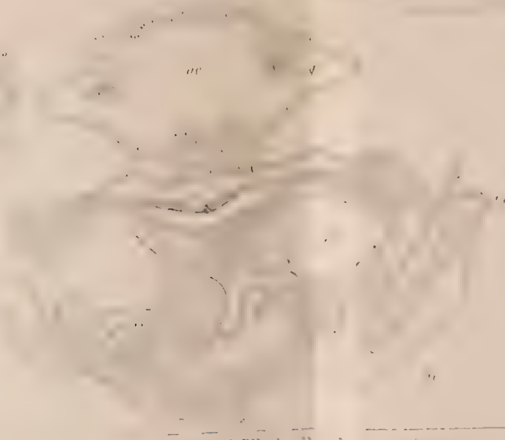


Fig 80.

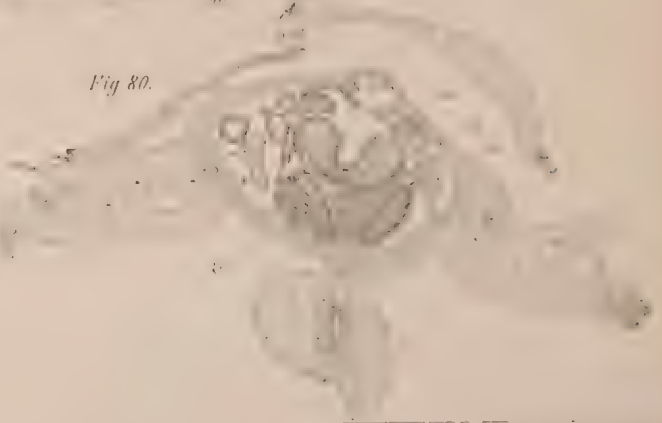


Fig. 81.

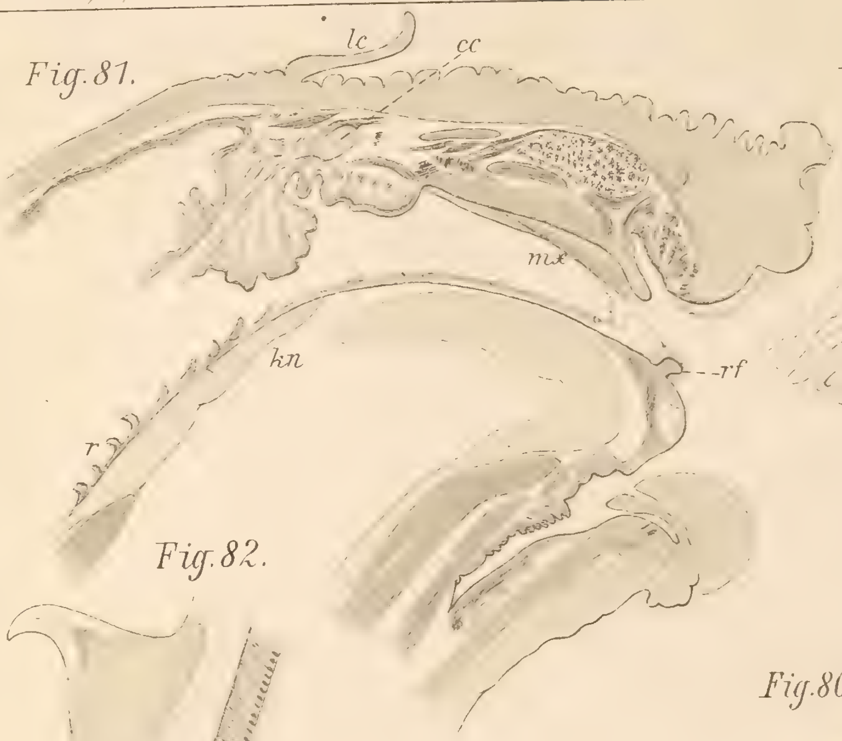

lc
cc
mx
kn
rf
r

Fig. 82.

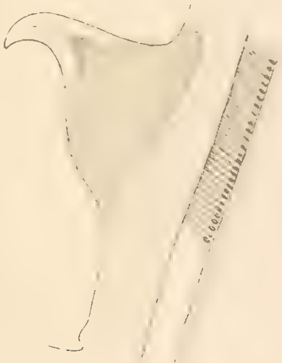


Fig. 87.

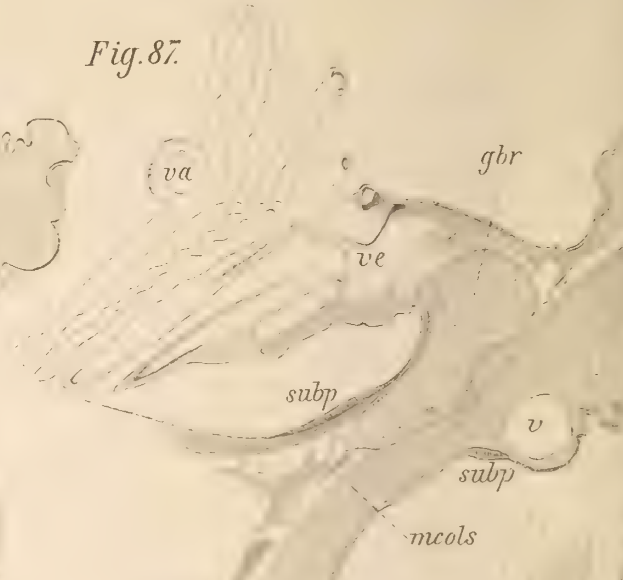

va
gbr
ve
subp
v
subp
mcols

Fig. 86.

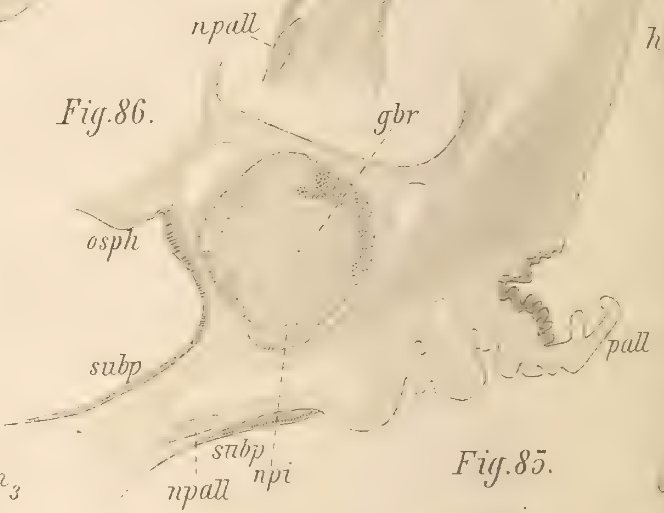

npall
gbr
osph
subp
pall
subp
npi
npall

Fig. 83.

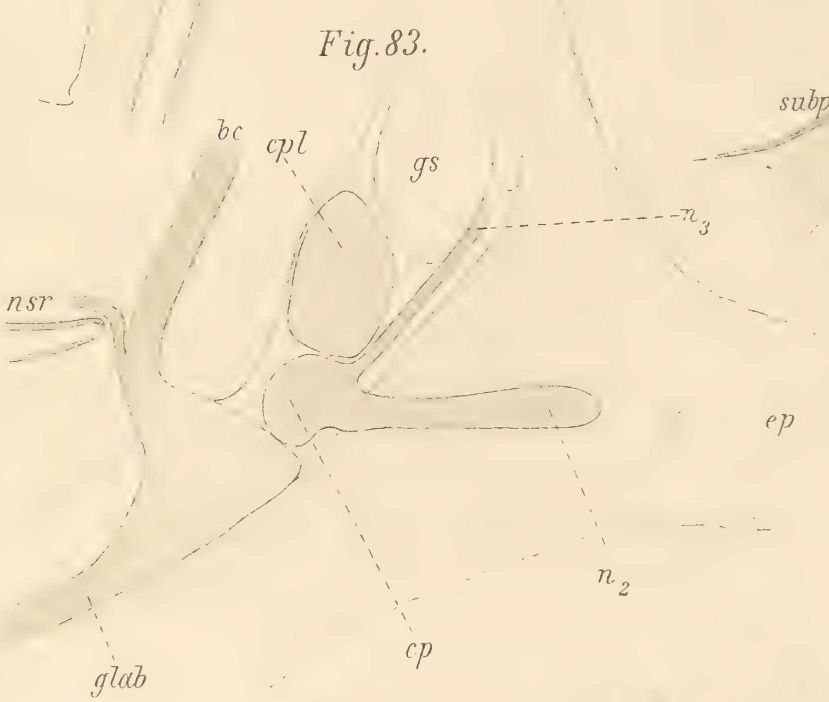

bc
cpl
gs
n_3
nsr
ep
n_2
cp
glab

Fig. 85.

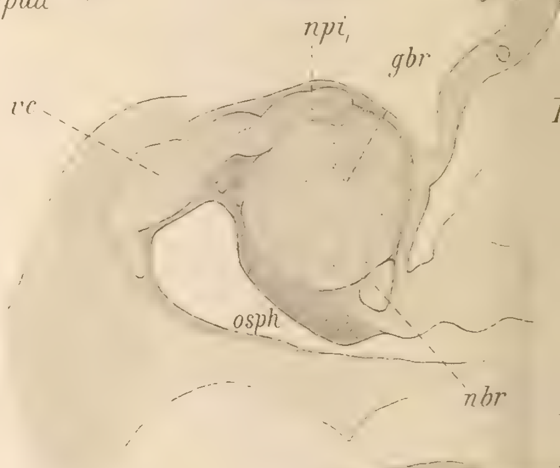

npi_1
gbr
vc
osph
nbr

Fig. 84.

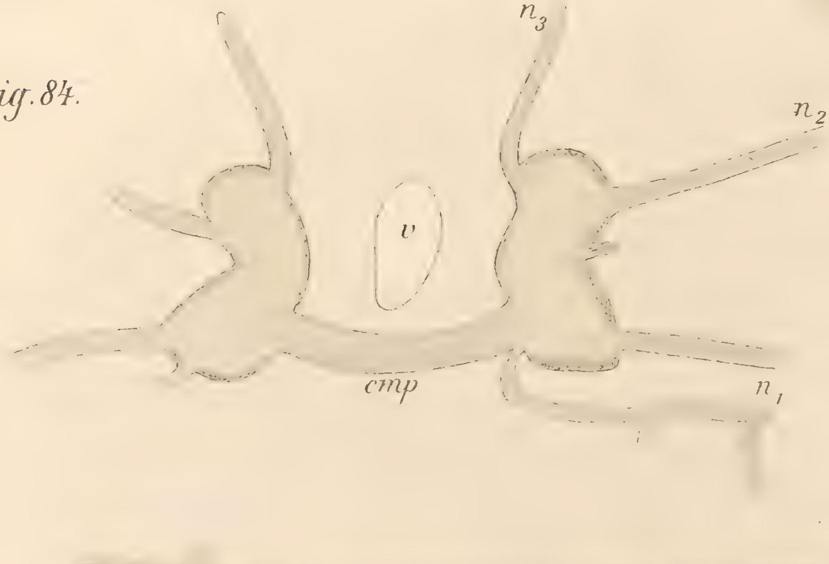
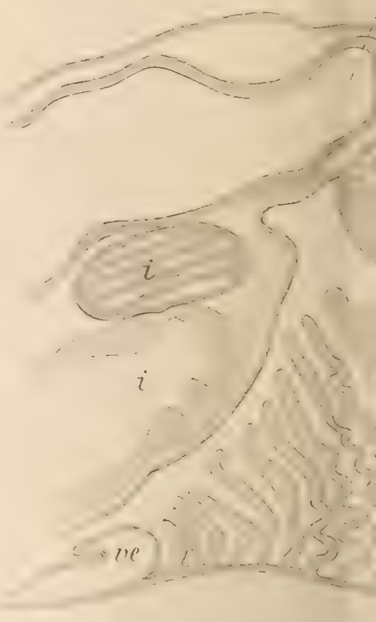
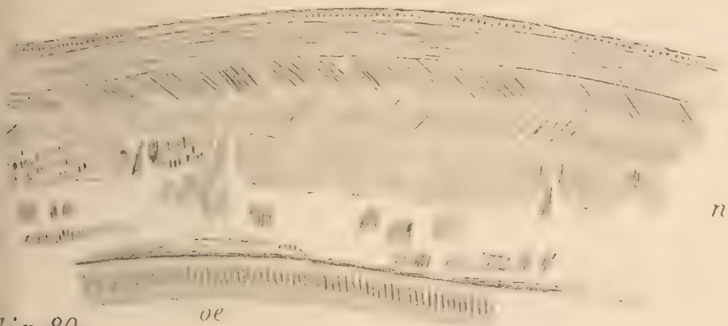

n_3
n_2
v
cmp
n_1

Fig. 91.





ig. 89.

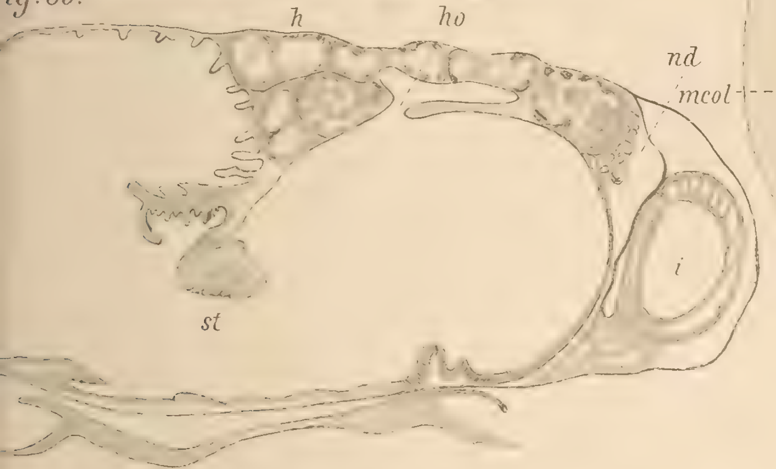
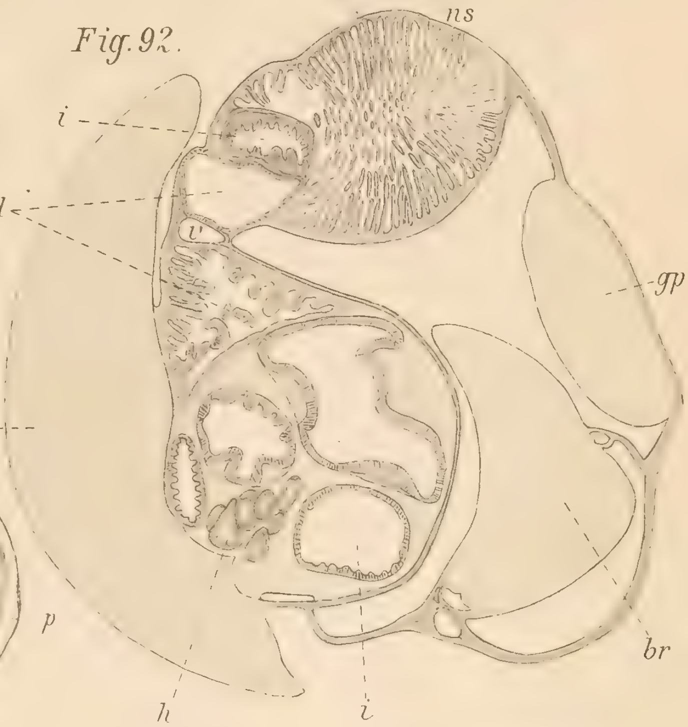

h
ho
nd
mcol
i
p
st

Fig. 92.


ns
i
nd
v
gp
h
i
br

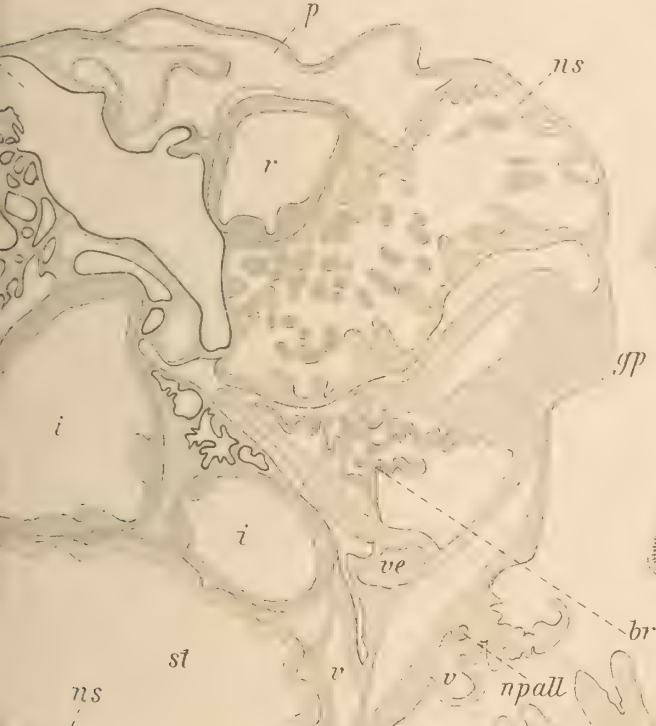
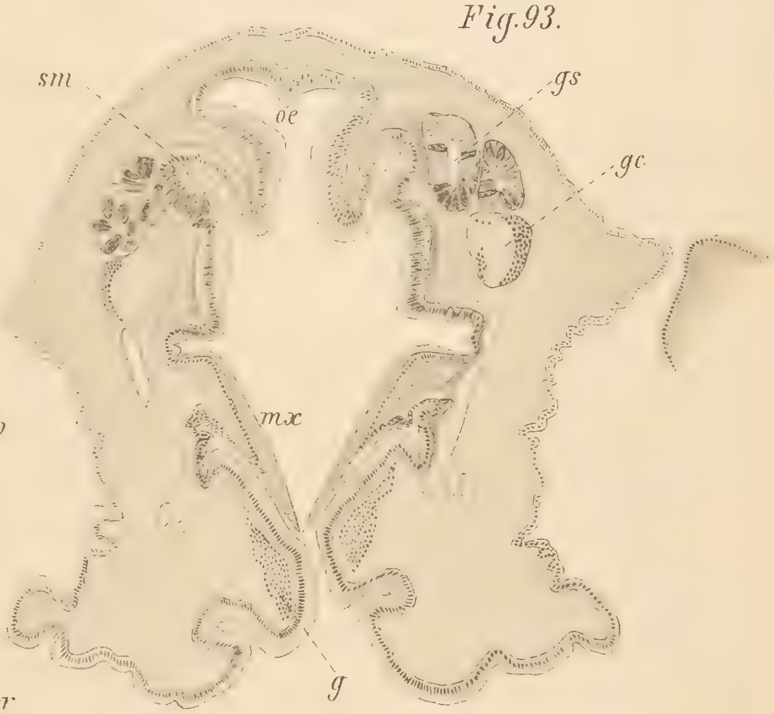

p
ns
r
gp
i
i
ve
br
st
v
v
npall
n

Fig. 93.


sm
oe
gs
gc
mx
g

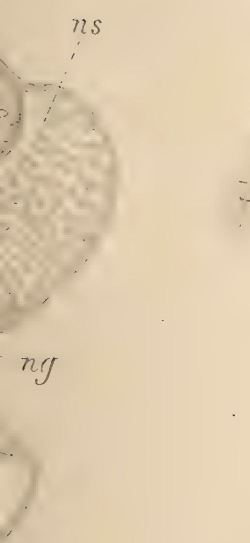
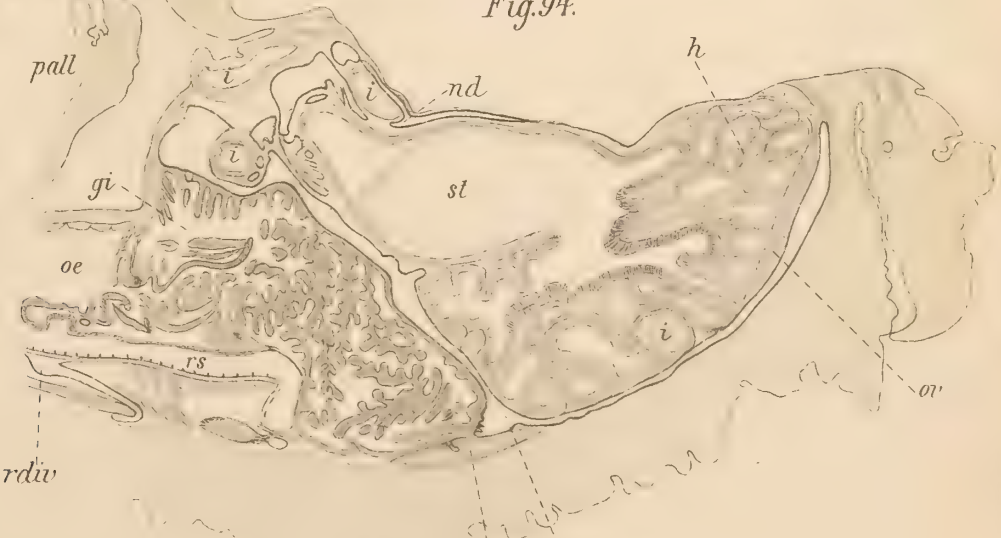


Fig. 94.


pall
i
i
nd
h
i
st
gi
oe
rs
i
ov
rdiv
nv
nd

mann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 81.

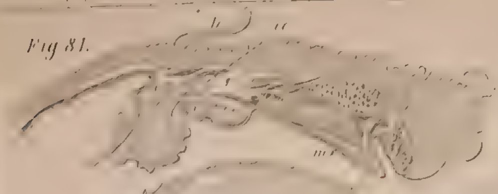


Fig. 82.

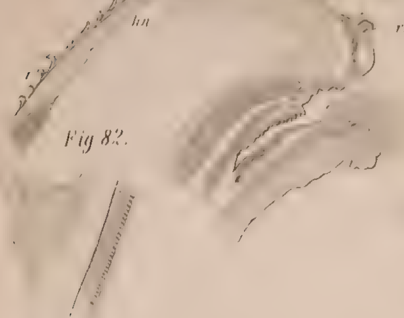


Fig. 83.

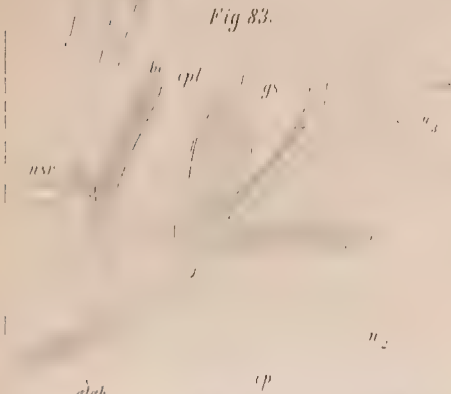

cpl
gs
nsr
cp
n₂
glab
cp

Fig. 84.

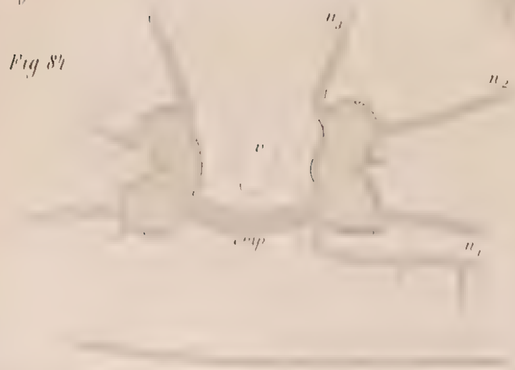

n₃
n₂
v
cop
n₁

Fig. 87.

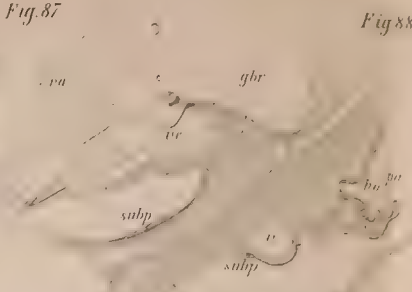

ra
gbr
vc
ba
subp
subp
mcols

Fig. 86.

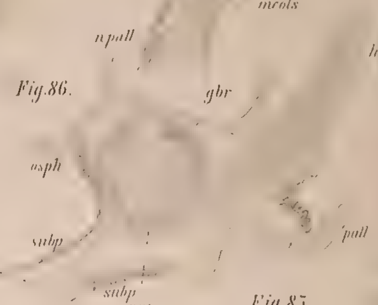

npall
gbr
osph
subp
pall
subp
npall
npt

Fig. 85.

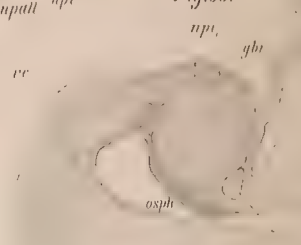

npt
gbr
vc
cp
osph

Fig. 88.

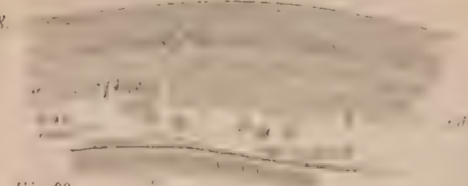


Fig. 89.

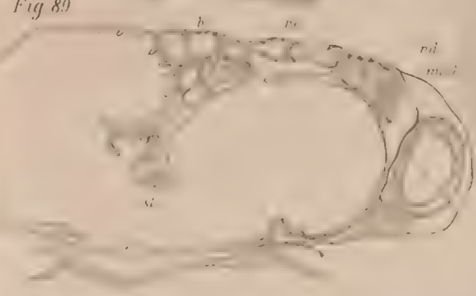


Fig. 90.

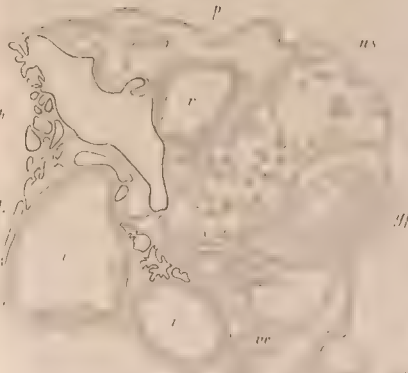

nd
p
ns
r
h
gp
vc

Fig. 91.

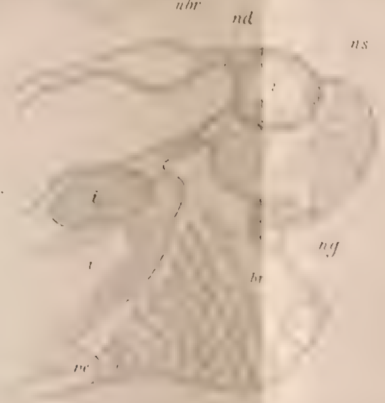

nbr
nd
ns
st
i
ng
br
vc

Fig. 92.

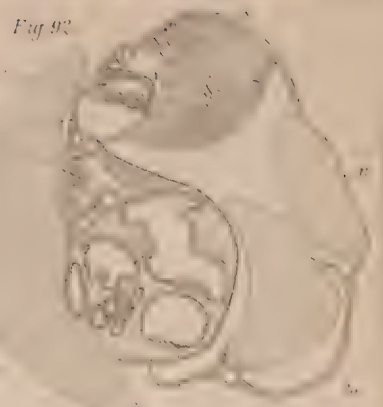


Fig. 93.

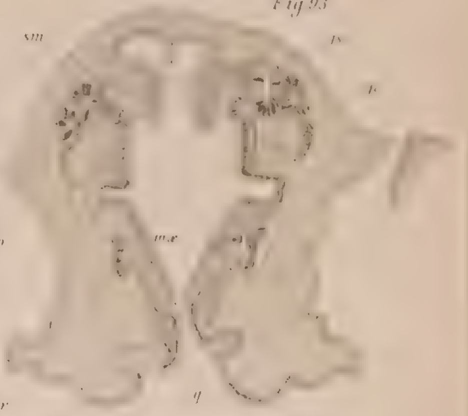
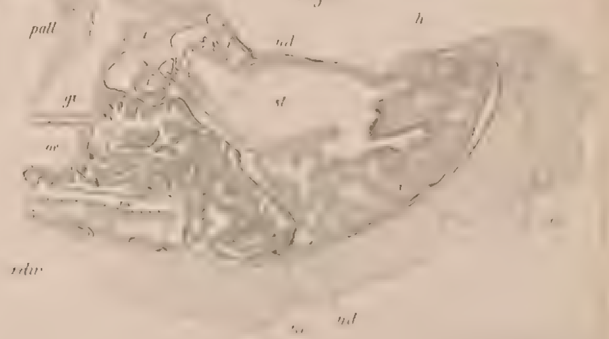


Fig. 94.


br
npall
pall
h
nd
st
gr
vdr
nd

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Fig. 95.

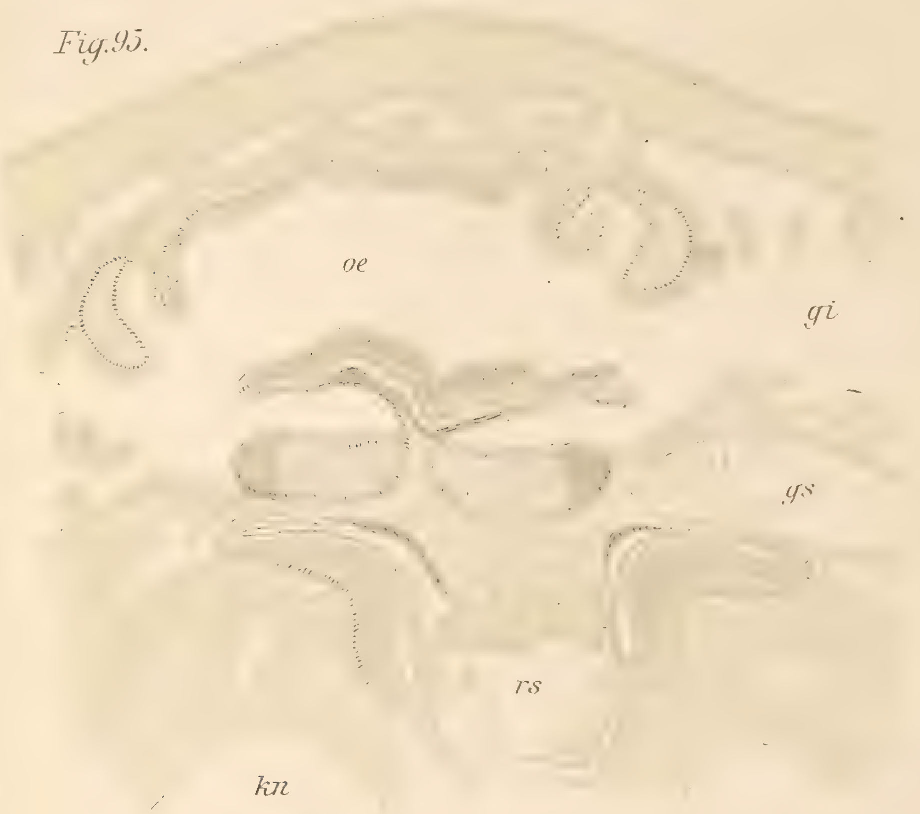

oe
gi
gs
rs
kn

Fig. 101.

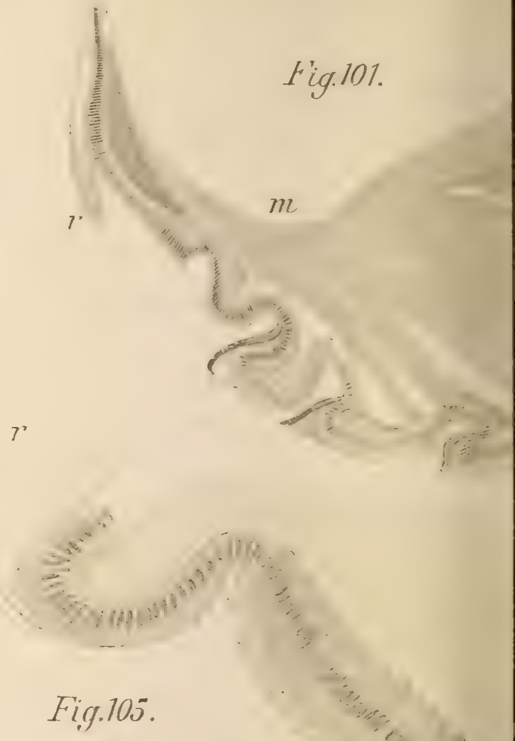


Fig. 105.

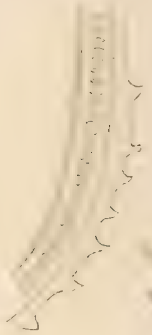


Fig. 96.

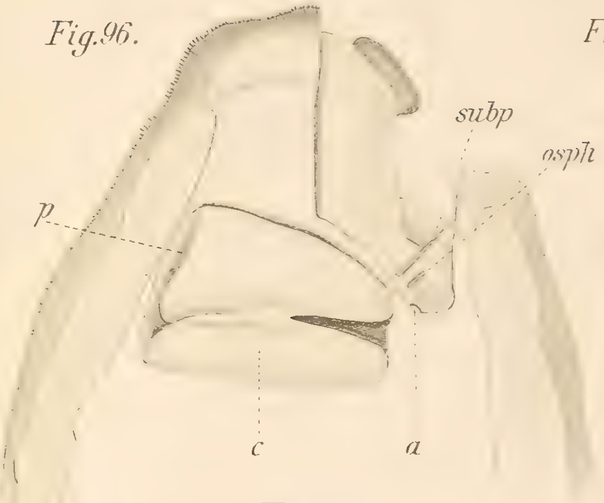

p
subp
osph
c
a

Fig. 99.

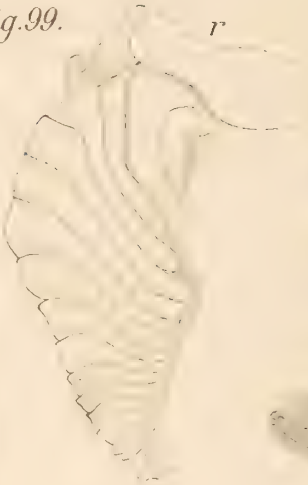


Fig. 10

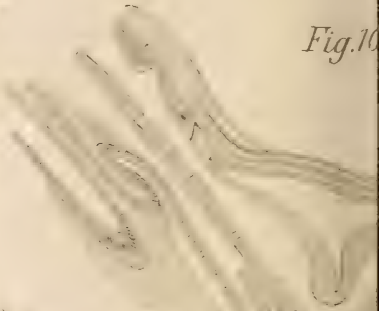


Fig. 108.

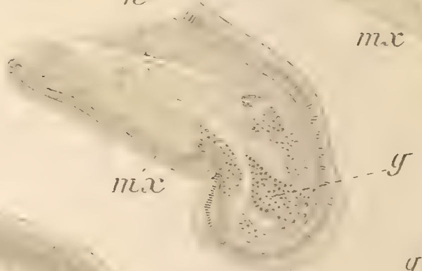


Fig. 97.

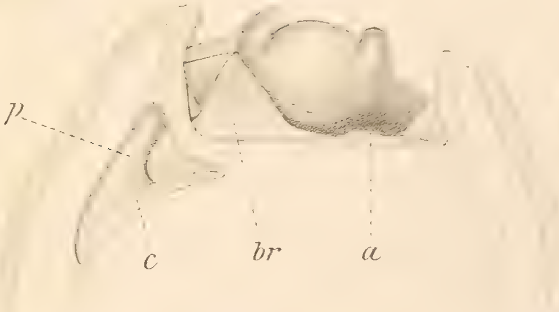


Fig. 104.

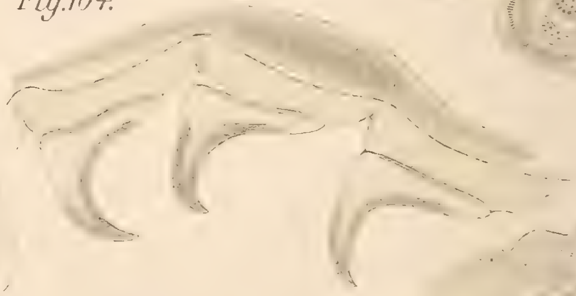


Fig. 107.

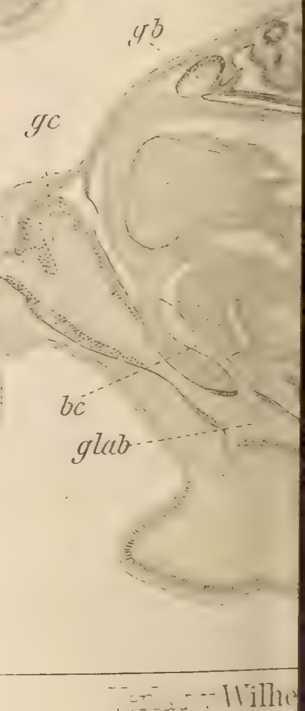

gb
gc
bc
glab

Fig. 98.

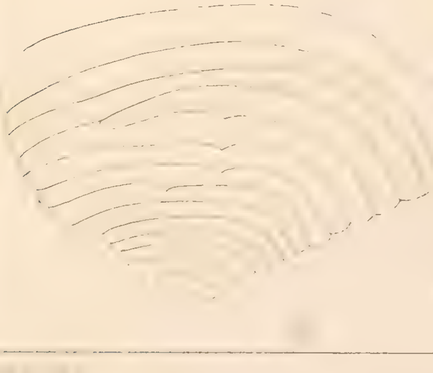


Fig. 100.

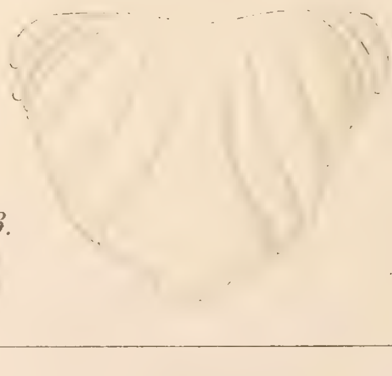


Fig. 103.

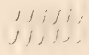
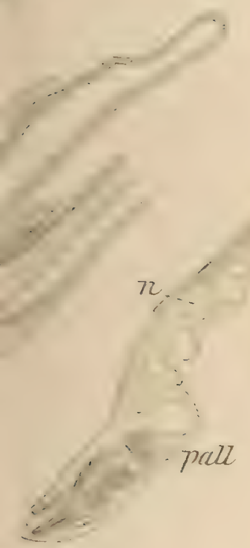


Fig. 102.



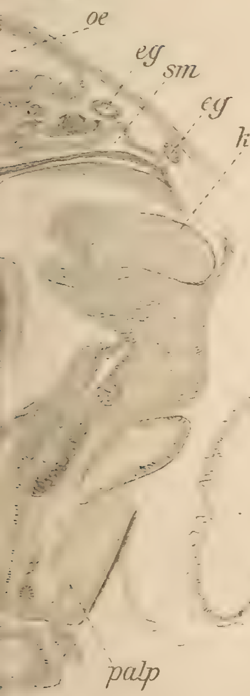

oe
eg
sm
eg
kn₁
palp

Fig. 109.

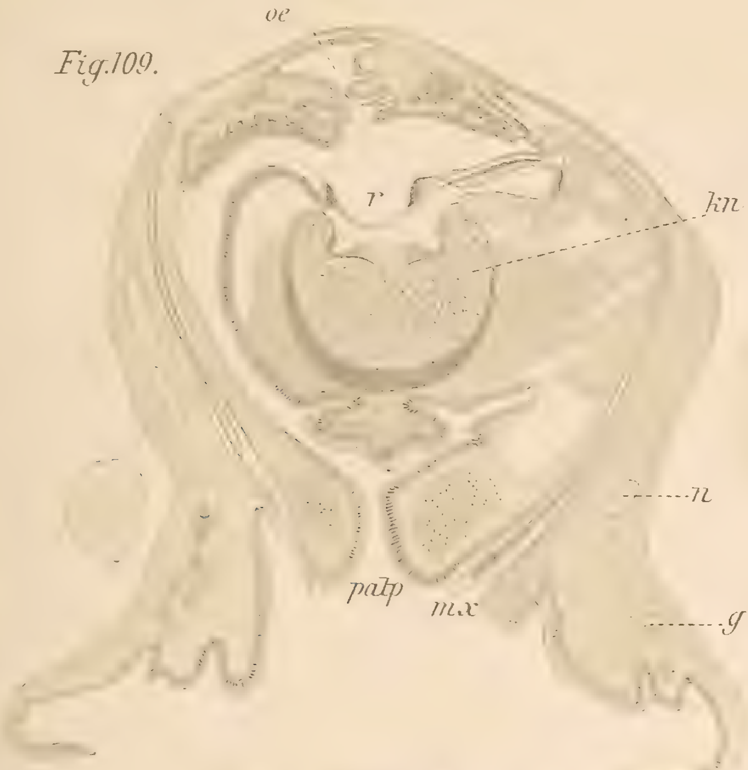

oe
r
kn
n
palp
mx
gm

Fig. 111.

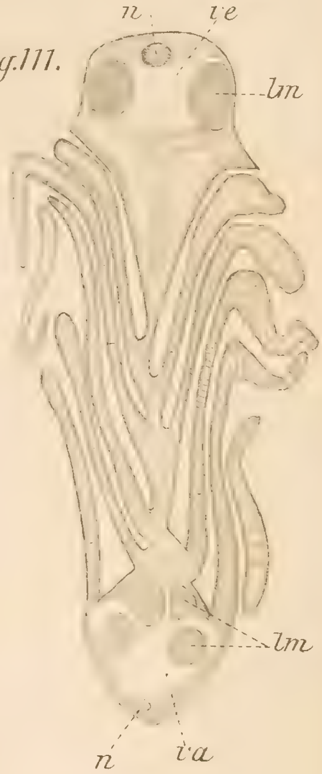

n
ve
lm
lm
n
va

Fig. 109ᵃ.

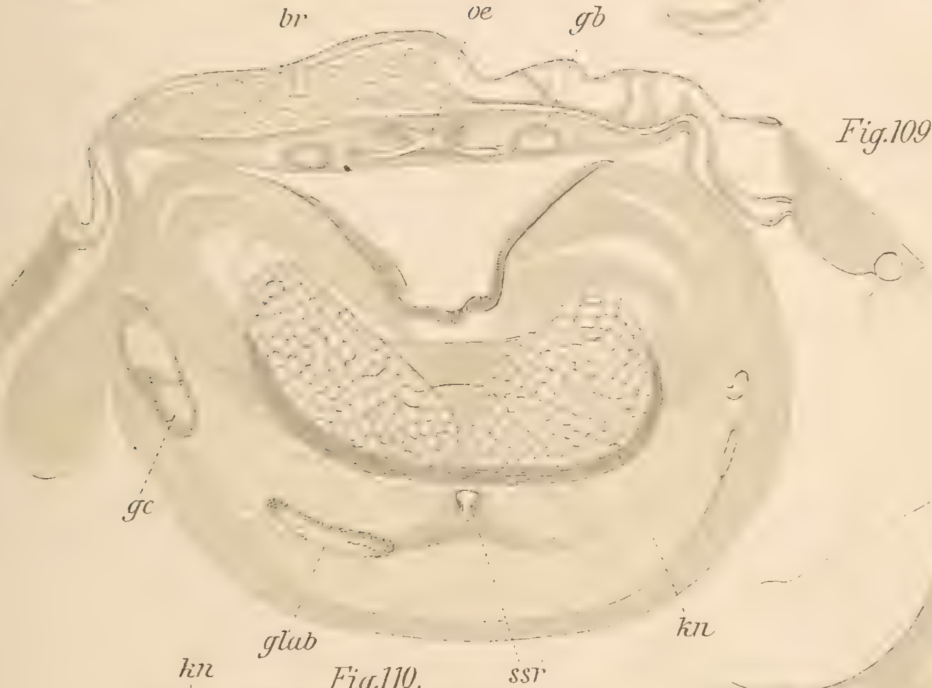

br
oe
gb
n
gc
glub
ssr
kn

Fig. 112.

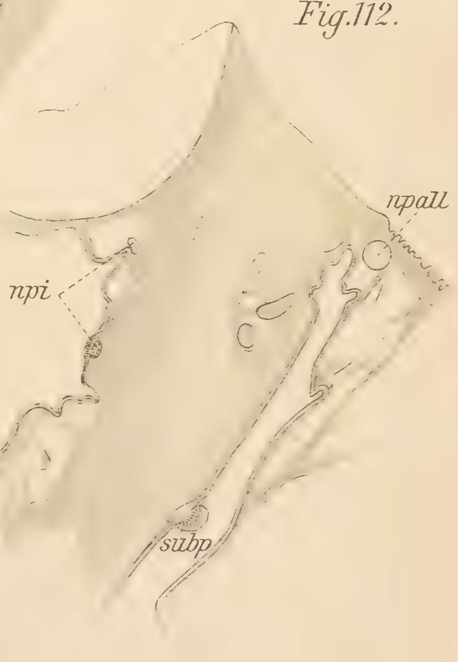
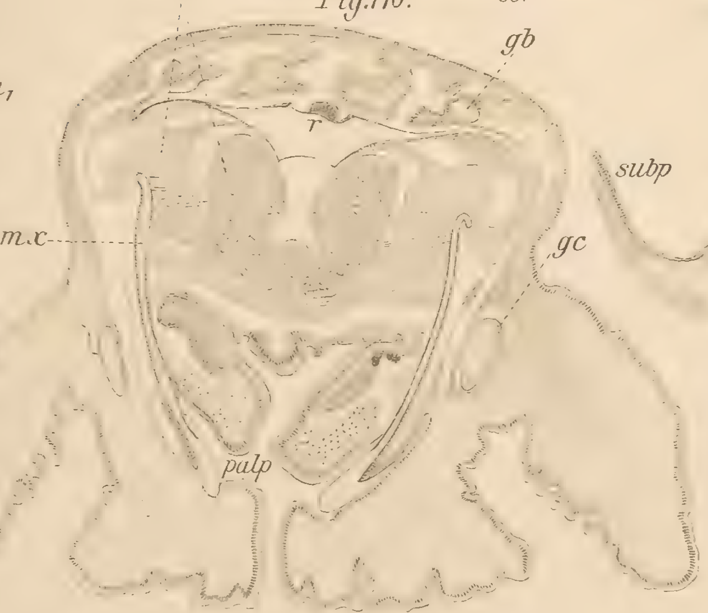

npall
npi
subp
subp

Fig. 110.


kn
gb
r
mx
gc
palp

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 95.

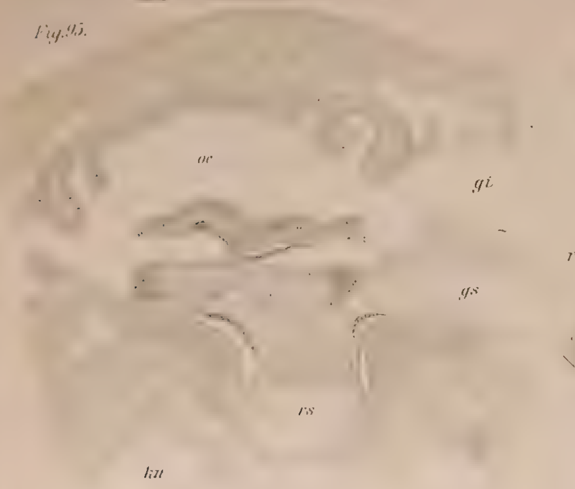

oc
gi
r
r
gs
rs
kn

Fig. 101.

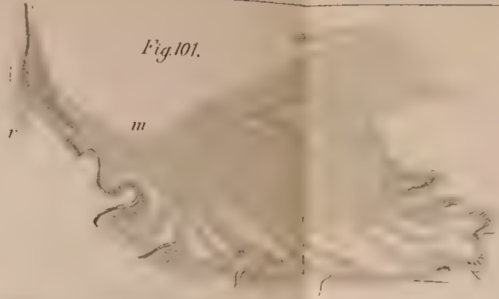


Fig. 102.

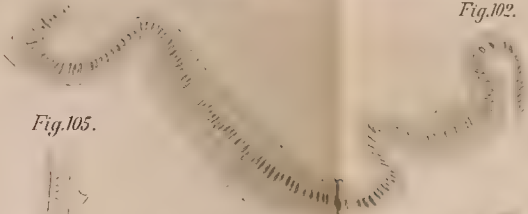


Fig. 109.

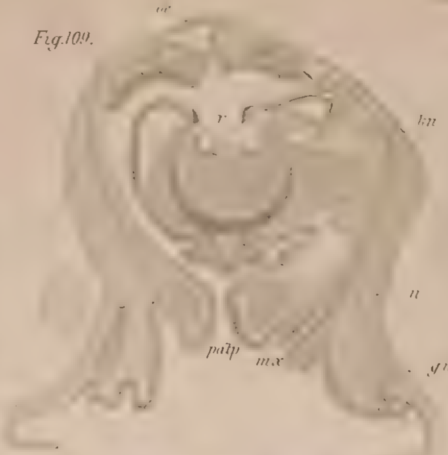

oc
r
kn
n
palp
mx
gm

Fig. 111.

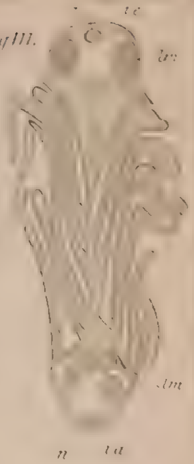


Fig. 96.

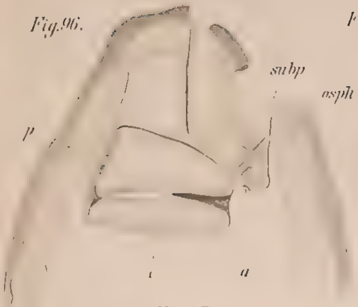

subp
asph
p
i
a

Fig. 99.

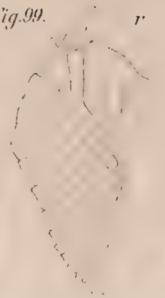


Fig. 105.

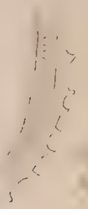


Fig. 106.

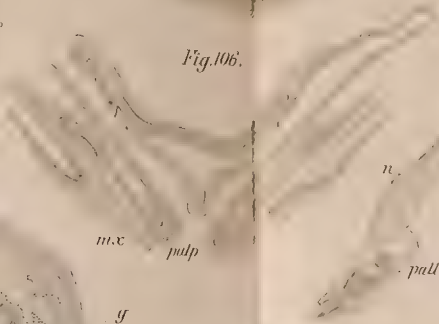

n
mx
palp
pall

Fig. 109a.

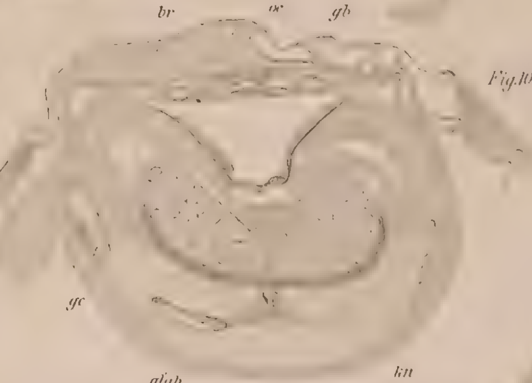

br
oc
gb
gc
kn

Fig. 108.

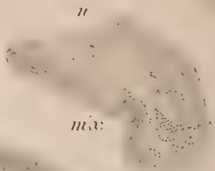


Fig. 112.

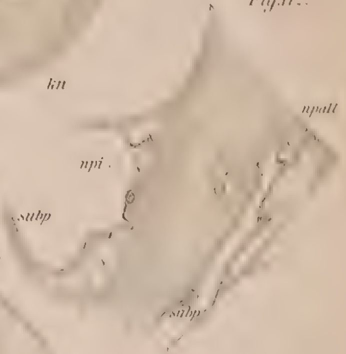

npall
npi
subp
subp

Fig. 97.

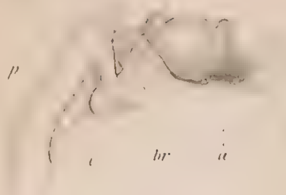


Fig. 104.

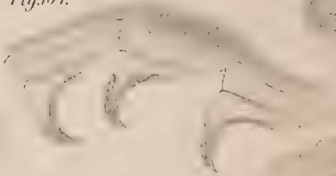


Fig. 107.

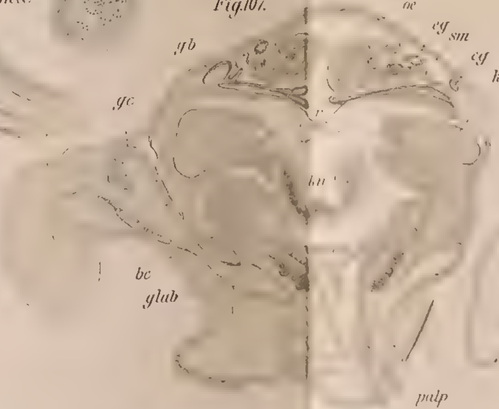

oc
gb
cg
sm
cg
kn1
gc
r
kn
mx
bc
glab
palp

Fig. 110.

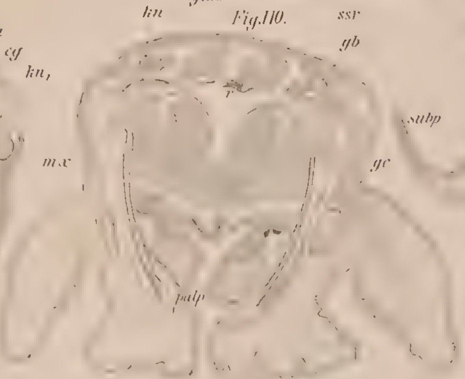

kn
glab
ssr
gb
r
gc
palp

Fig. 98.

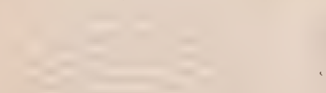


Fig. 100.

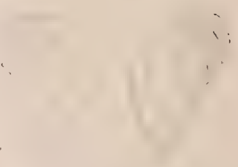
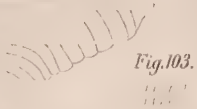


Fig. 103.



Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig. 113.

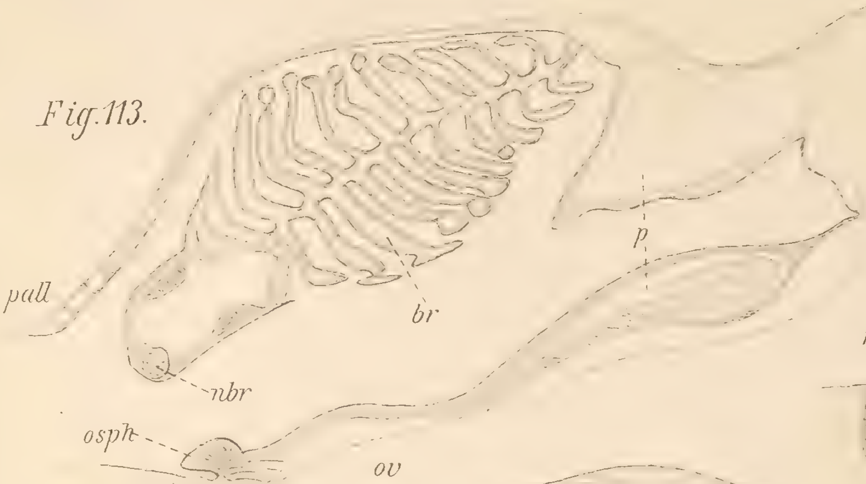

pall
br
p
nbr
osph
ov

Fig. 114.

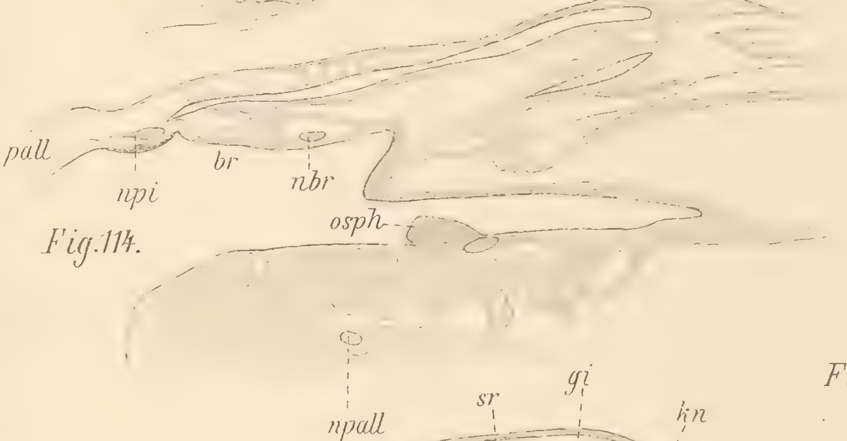

pall
npi
br
nbr
osph
npall

Fig. 115.

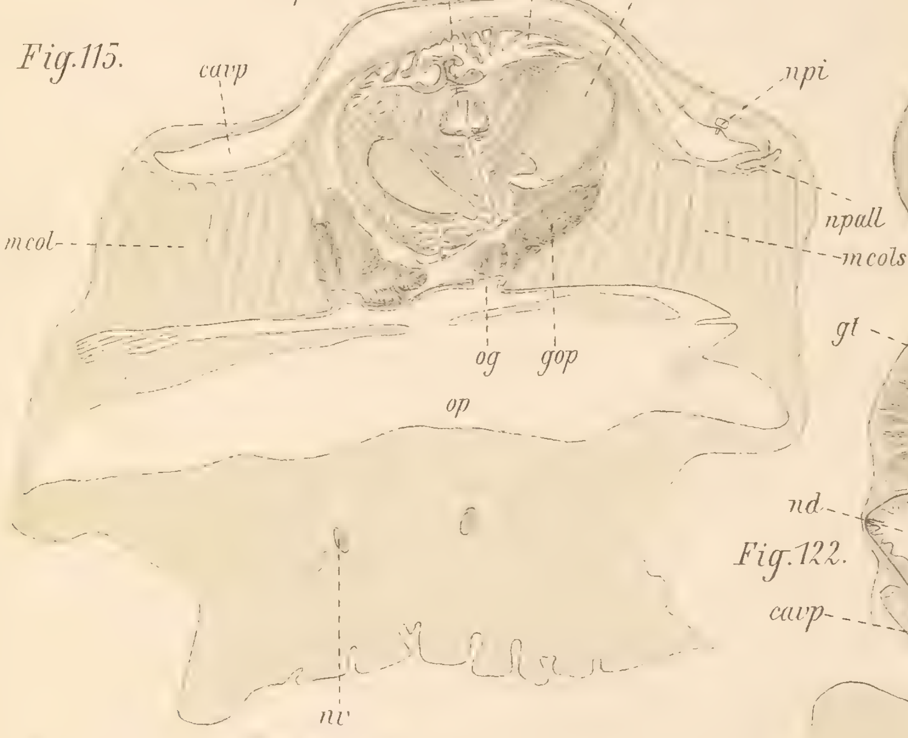

sr
gi
kn
cavp
npi
npall
mcol
mcols
og
gop
op
nv

Fig. 116.

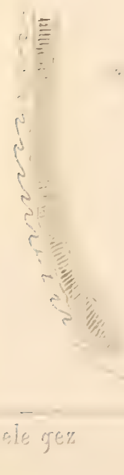


Fig. 117.

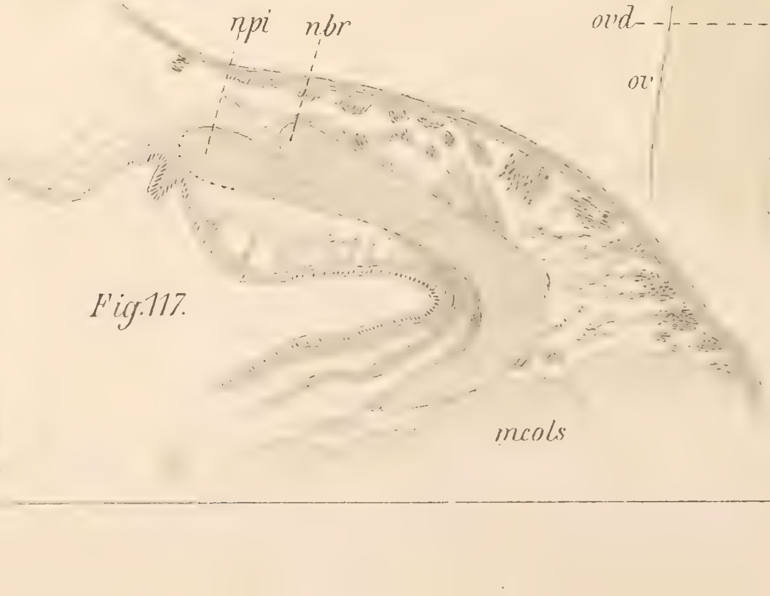

npi
nbr
mcols

Fig. 118.

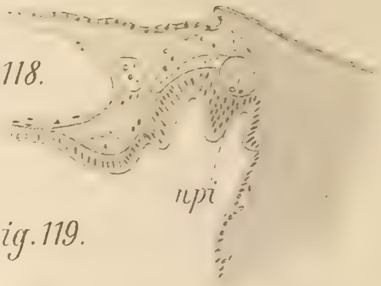


Fig. 119.

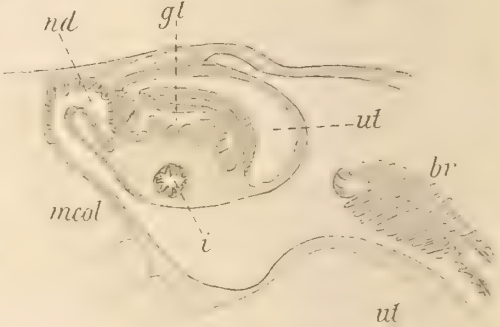

nd
gt
ut
br
mcol
i

Fig.

Fig. 120.

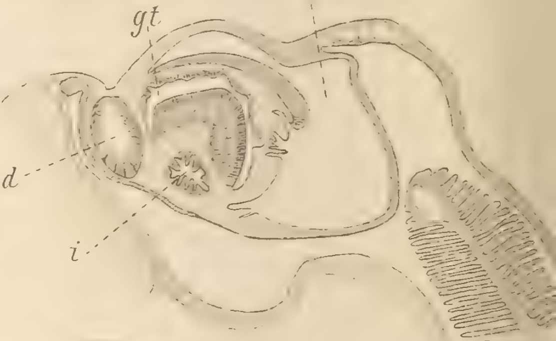


Fig. 121.

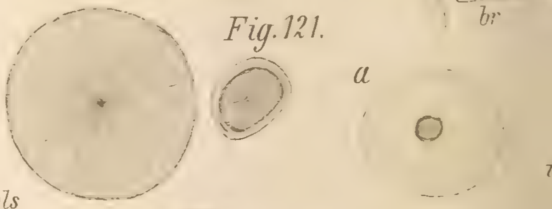
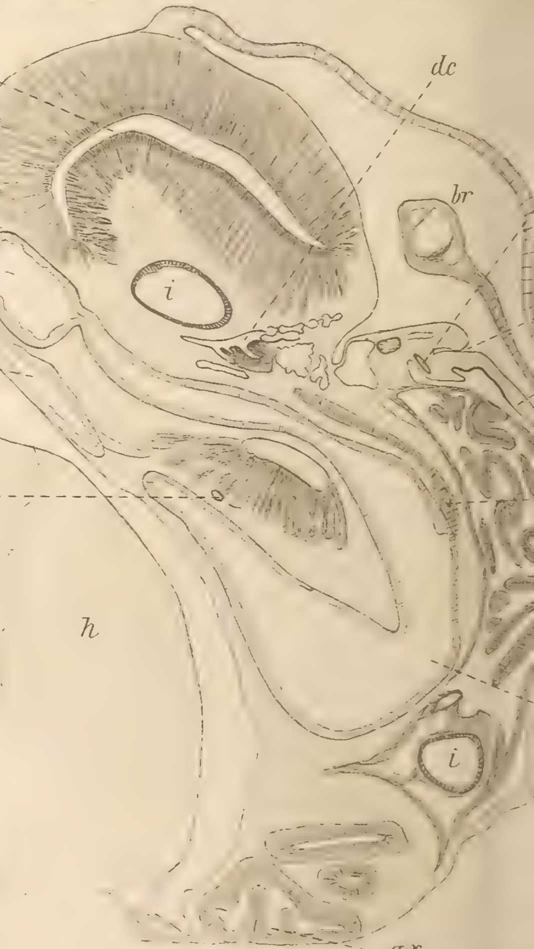


Fig. 122.


gt
dc
br
nd
i
cavp
ovd
ov
h
i
gx

Verlag v. Wilhel

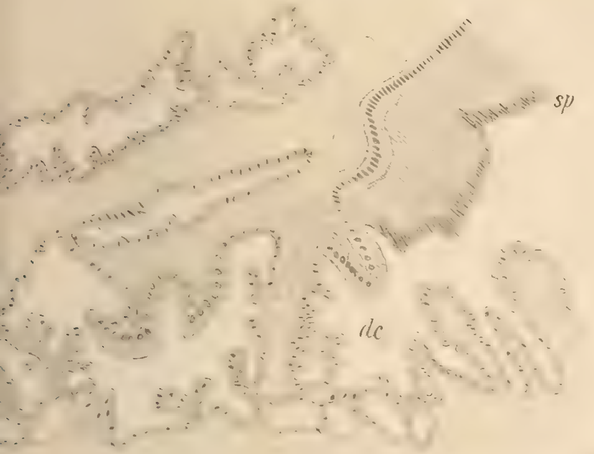


Fig. 126.

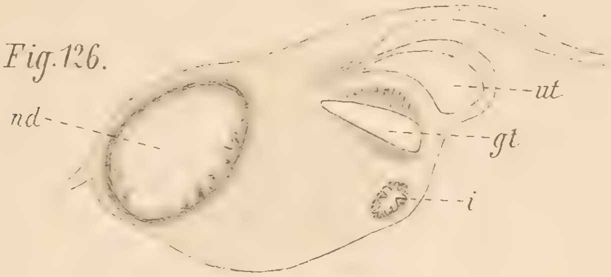
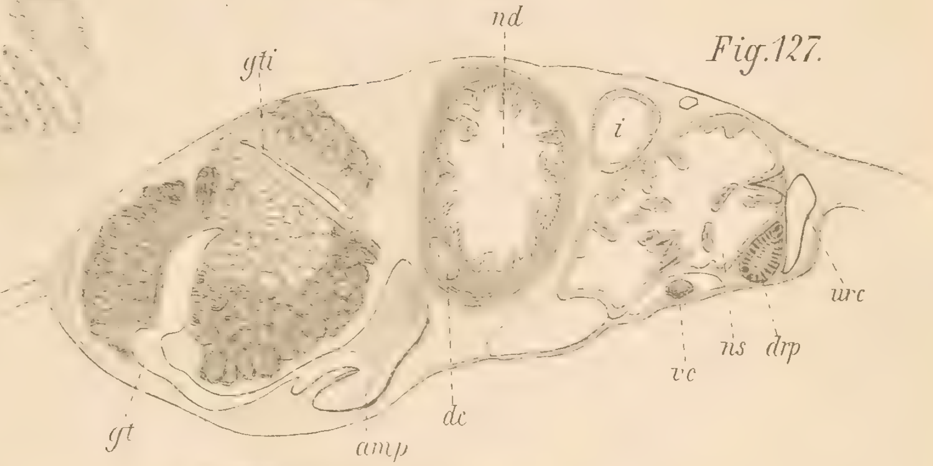


Fig. 127.


nd
gti
i
urc
ns
drp
vc
gt
amp
dc

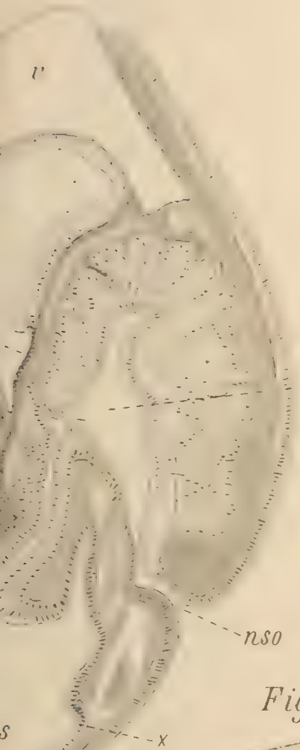


Fig. 128.

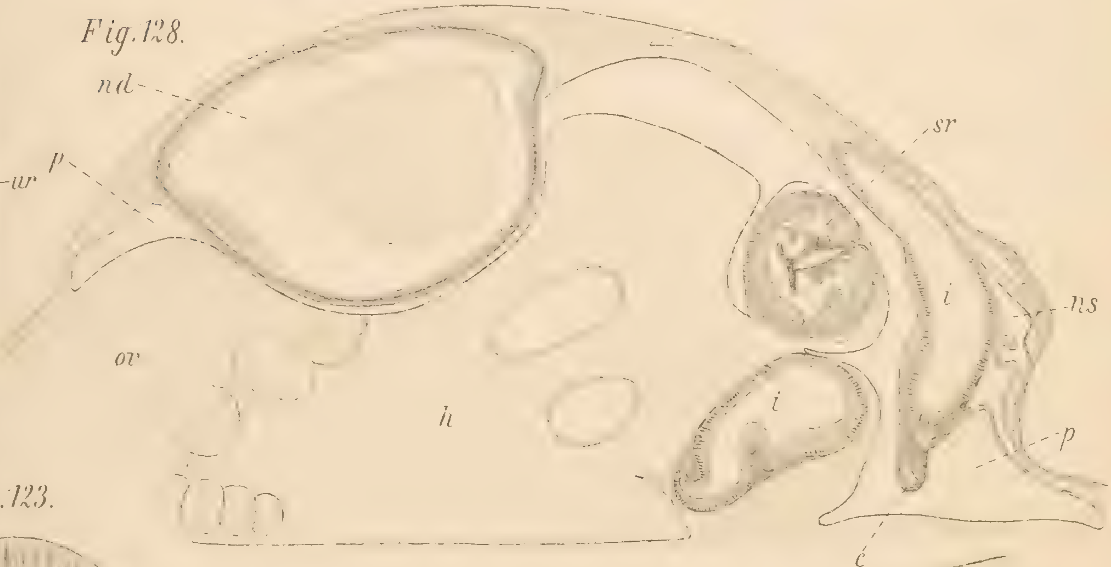

nd
p
sr
i
ns
ov
h
i
p
c

Fig. 123.

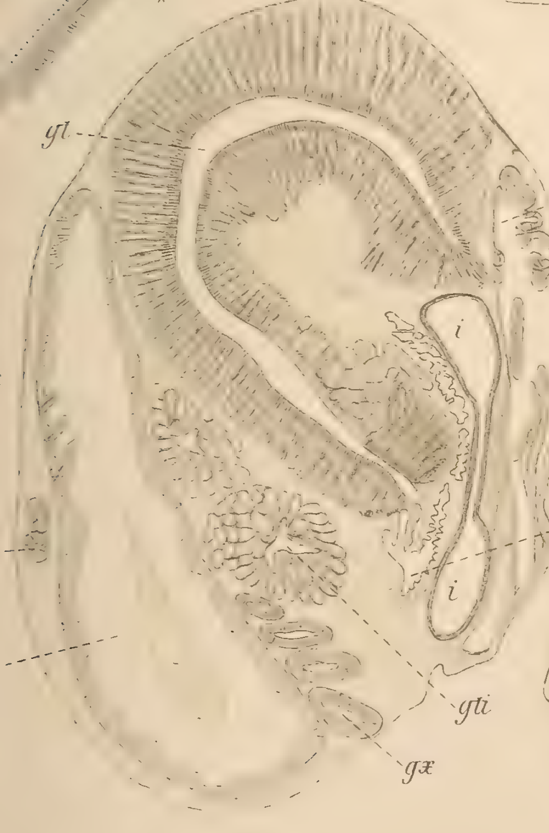

gt
ns
i
dc
i
gti
gx

Fig. 129.

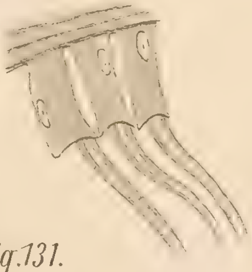


Fig. 130.

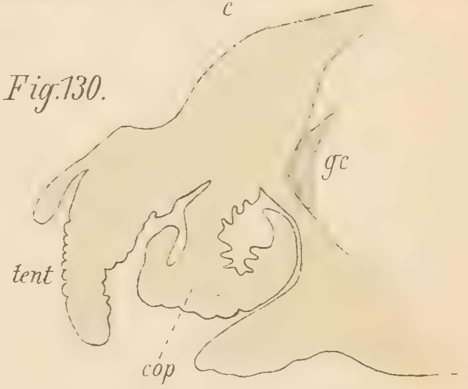


Fig. 131.

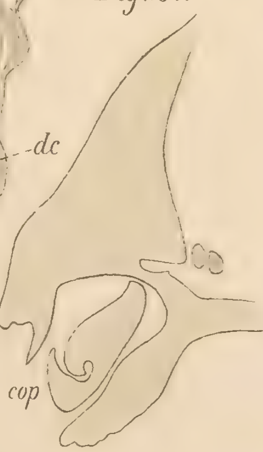
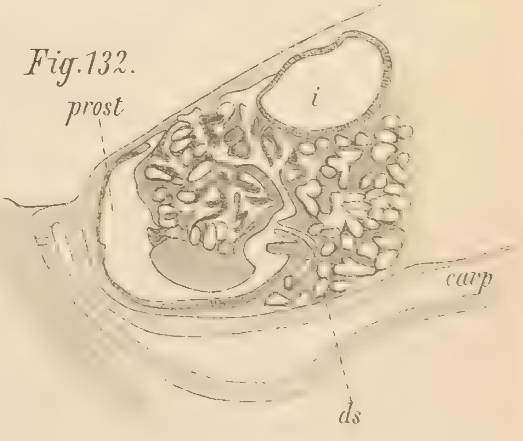


Fig. 132.


prost
i
carp
ds

ann in Leipzig.

Lith.Anst.v.E.A.Funke, Leipzig.

Fig. 113.

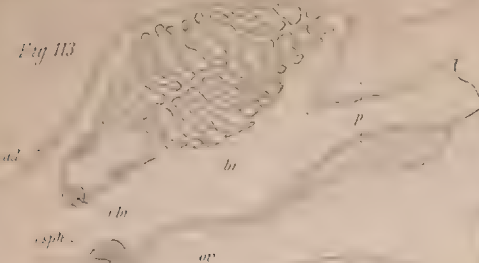


Fig. 114.

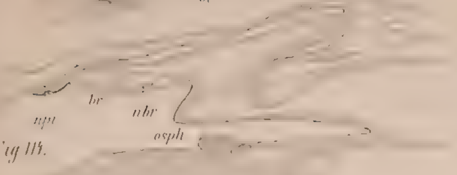

pall
npa
br
nbr
osph

Fig. 115.

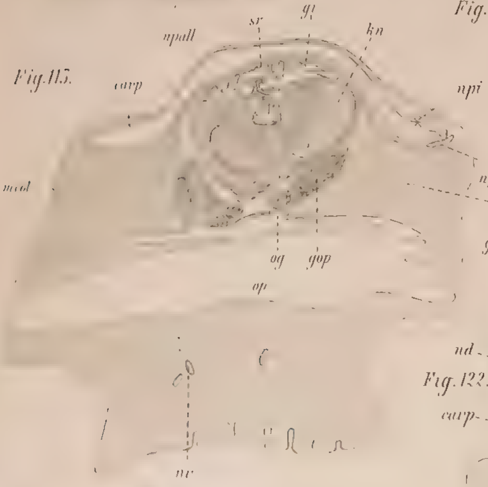

npall
sr
gt
kn
npi
carp
mcol
npall
mcols
og
gop
op
nr

Fig. 116.

Fig. 117.

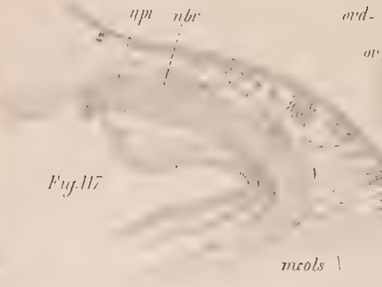

npi
nbr
mcols

Fig. 118.

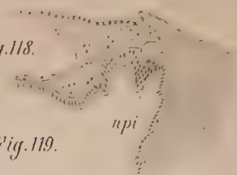


Fig. 119.

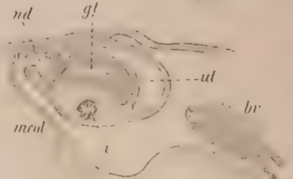

nd
gt
ut
br
mcol
i

Fig. 120.

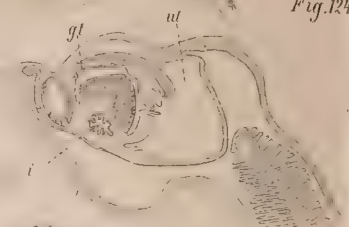


Fig. 121.

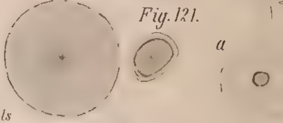


Fig. 122.

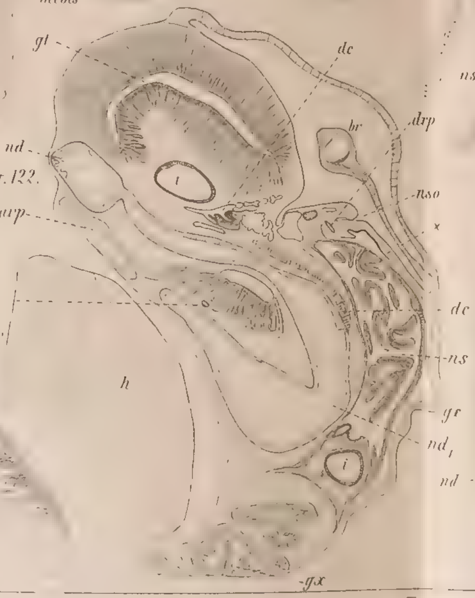

gt
dc
br
drp
nd
nso
carp
x
ovd
ov
dc
ns
h
gr
nd₁
i
nd
gx

Fig. 124.

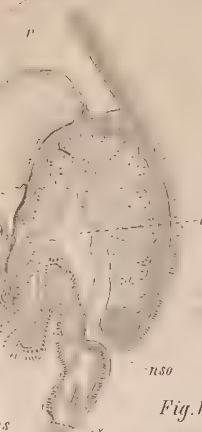

r
drp
ar
ns
urt
nso
ns
x

Fig. 125.

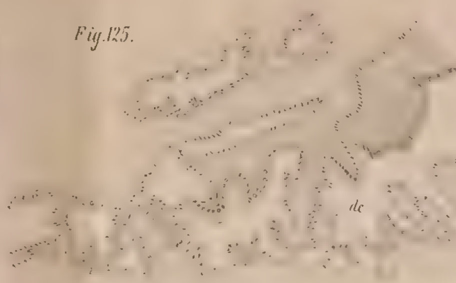


Fig. 126.

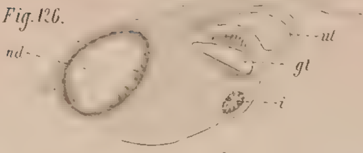


Fig. 127.

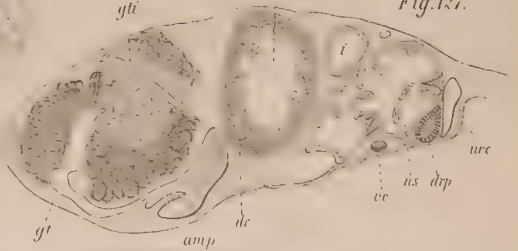

nd
gti
i
urc
vc
ns
drp
gt
dc
amp

Fig. 128.

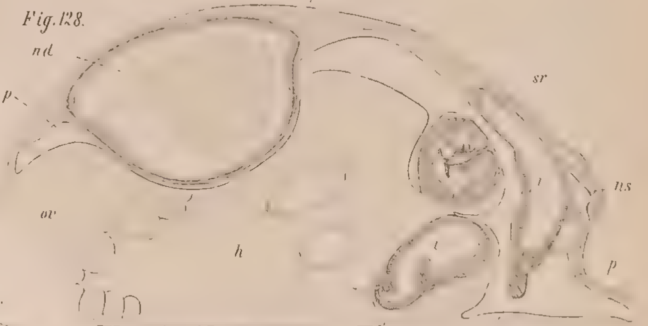

nd
p
sr
ns
ov
h
p

Fig. 123.

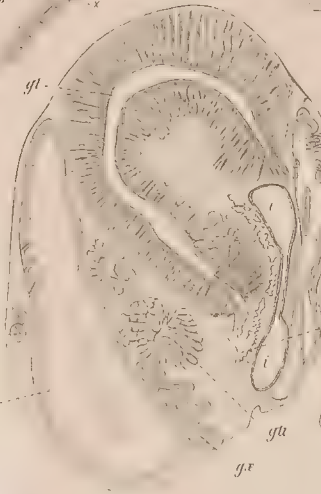

gt
ns
i
dc
i
gti
gx

Fig. 129.

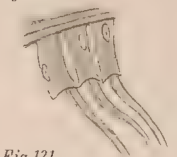


Fig. 130.

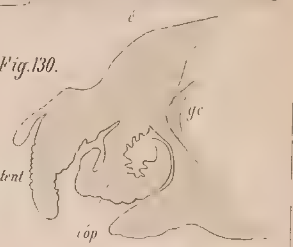

c
gc
tent
cop

Fig. 131.

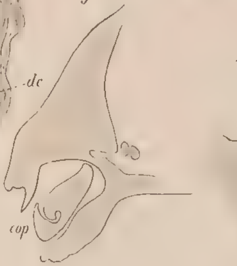


Fig. 132.

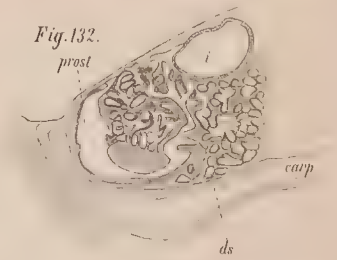

prost
i
carp
ds

Fig 133.

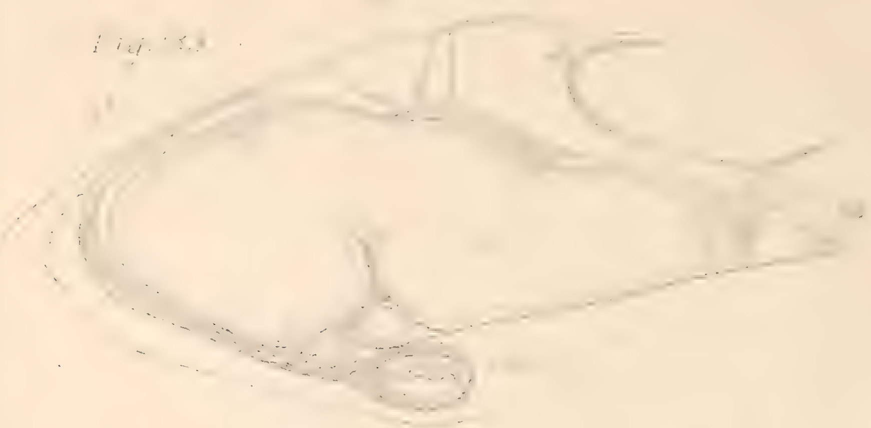


Fig 135

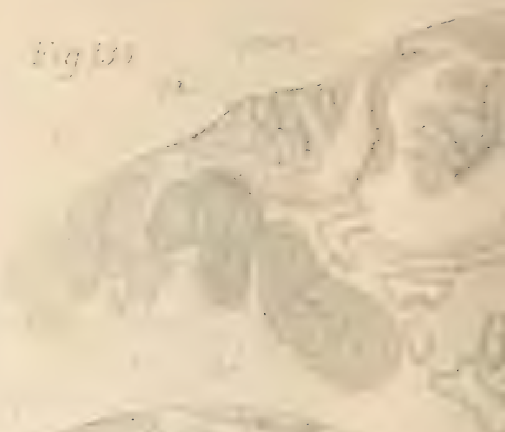
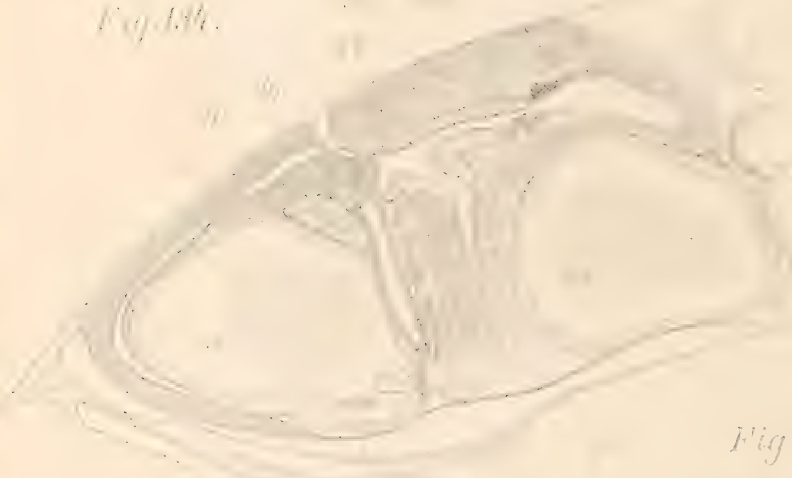


Fig 134.



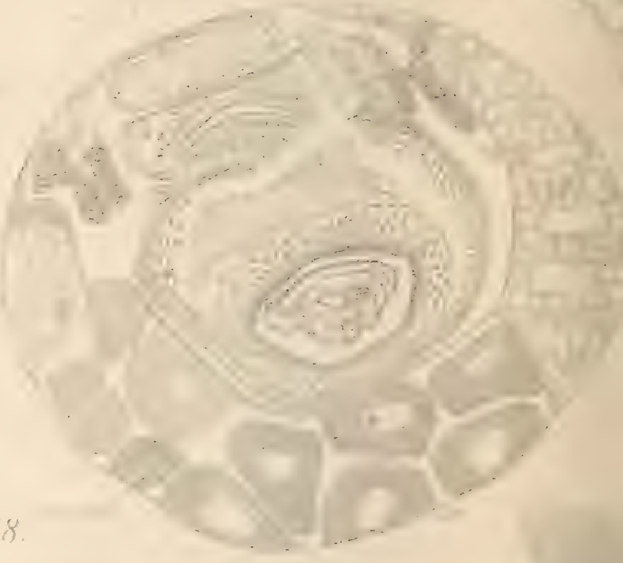


Fig 138.

Fig 141

Fig 139

Fig 137

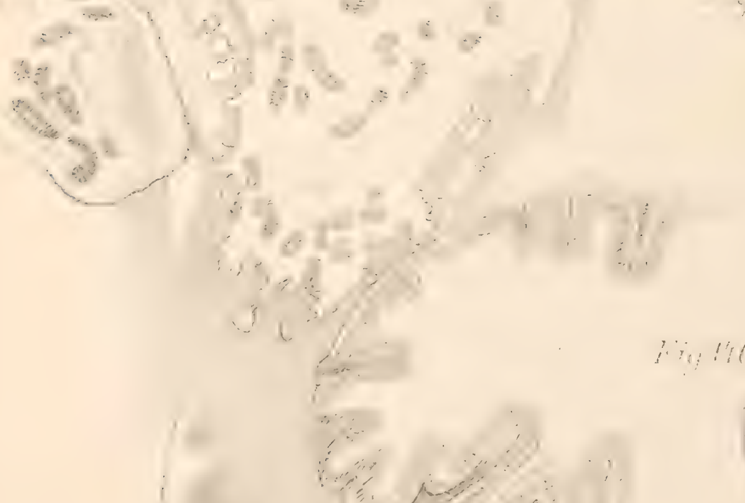


Fig 149

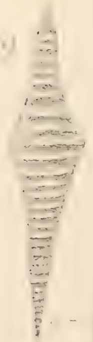
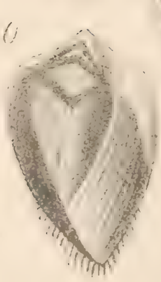
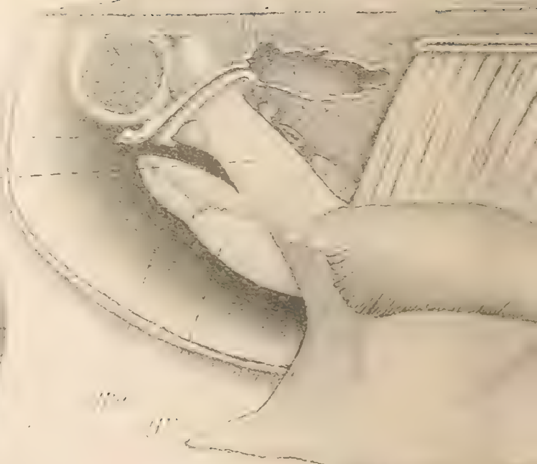


Fig 140





Wilhel

Fig. 148

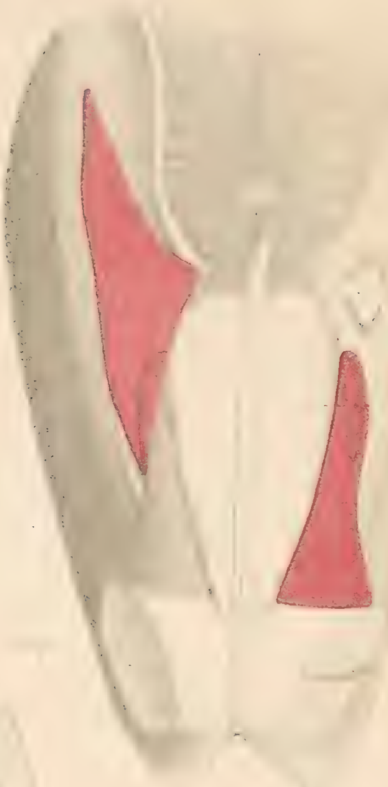
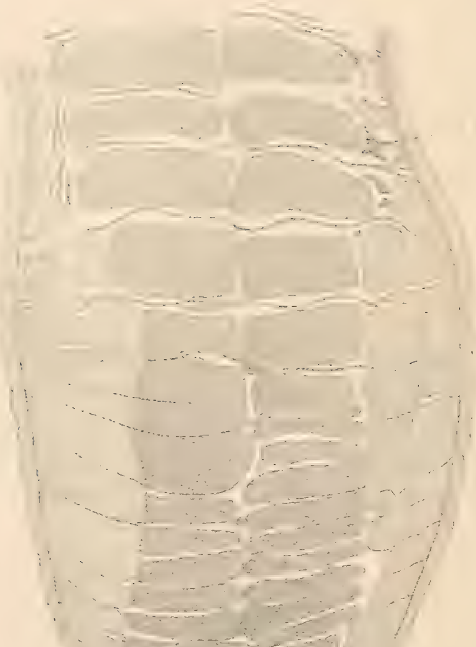


Fig. 149



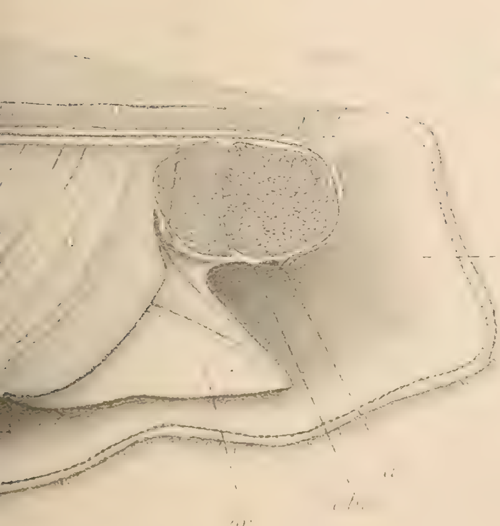
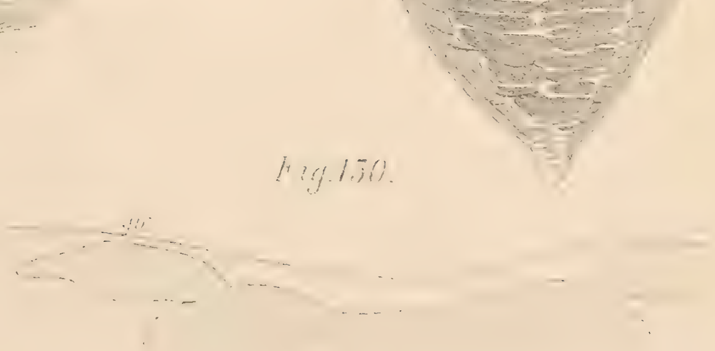


Fig. 150.



F.A.Fun

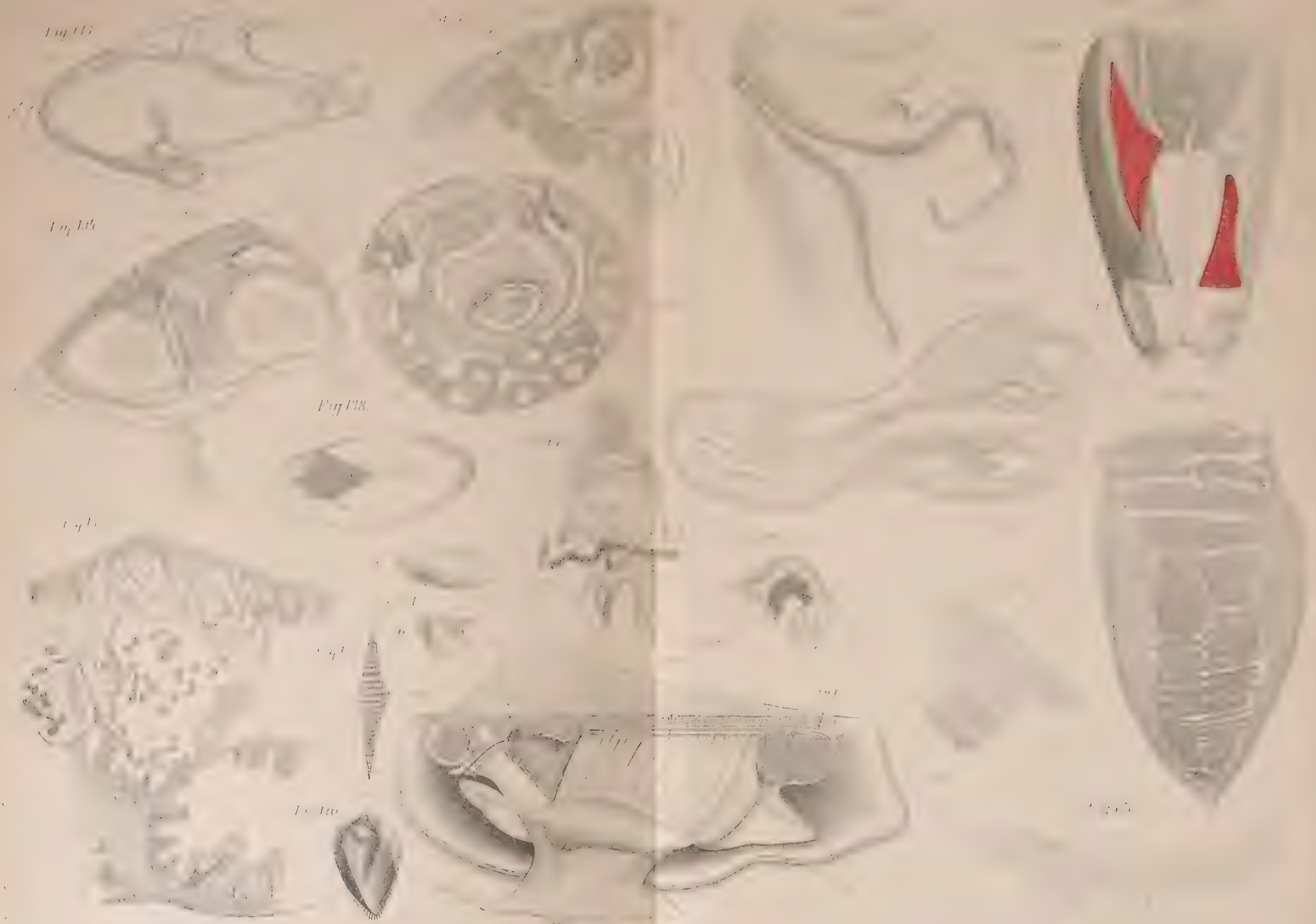


Fig. 135.
Fig. 136.
Fig. 138.

Verlag v. Wilhelm Engelmann

Fig.151.

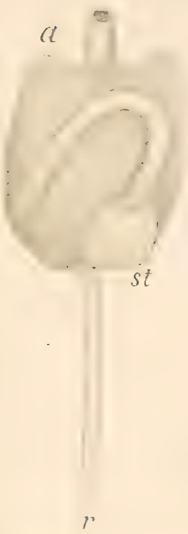


Fig.152.

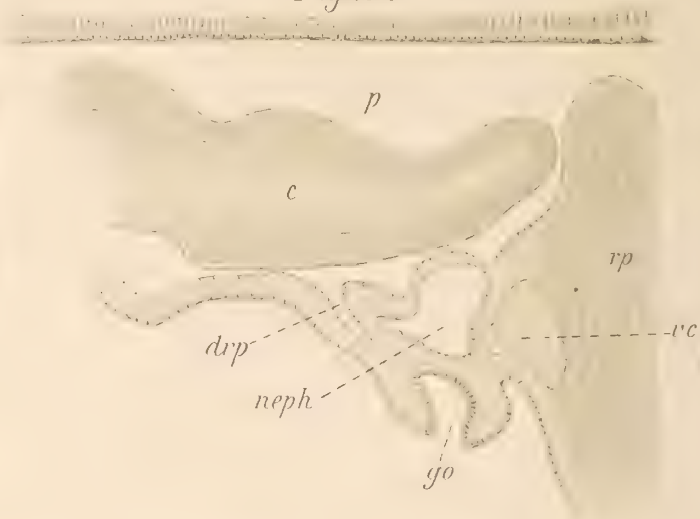

p
c
rp
vc
drp
neph
go

Fig.158.

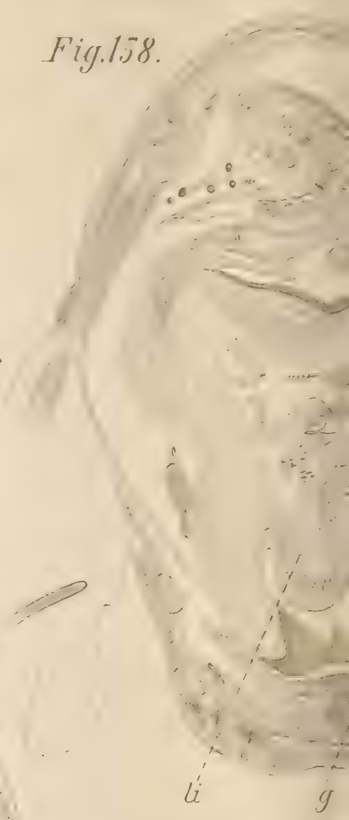


Fig.153.

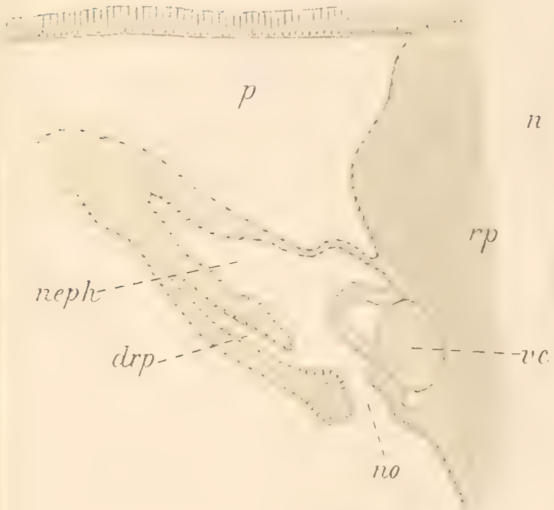

p
rp
neph
drp
vc
no

Fig.156.

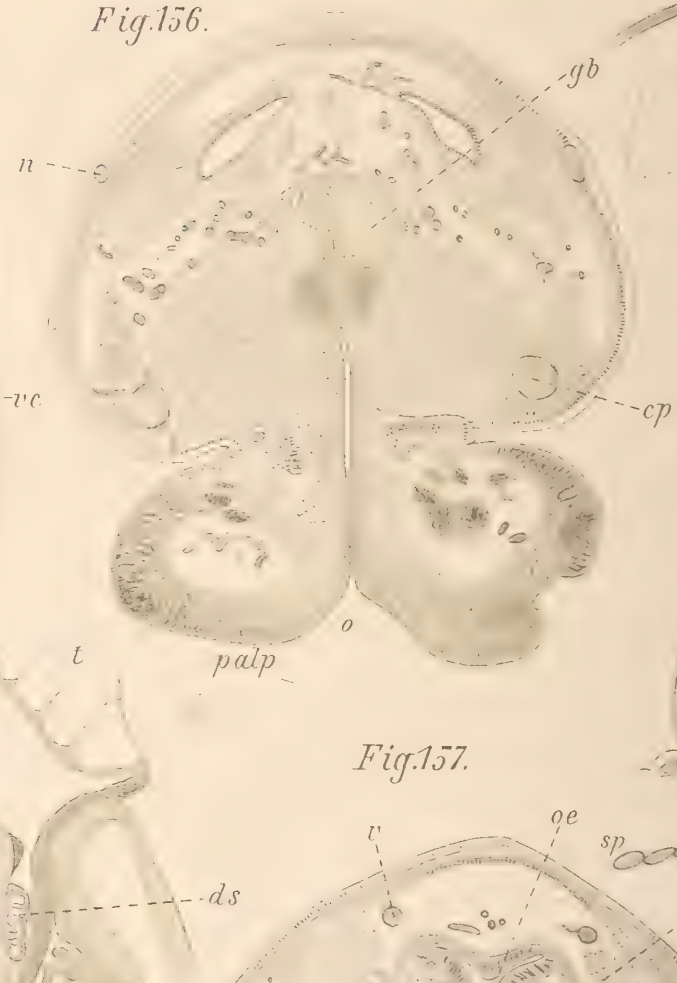

gb
n
cp
o
palp

Fig.159.

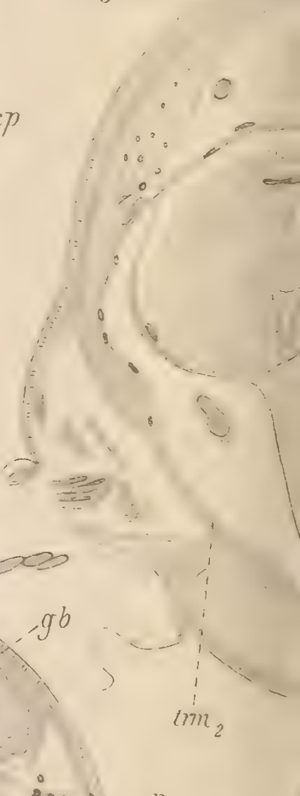


Fig.154.

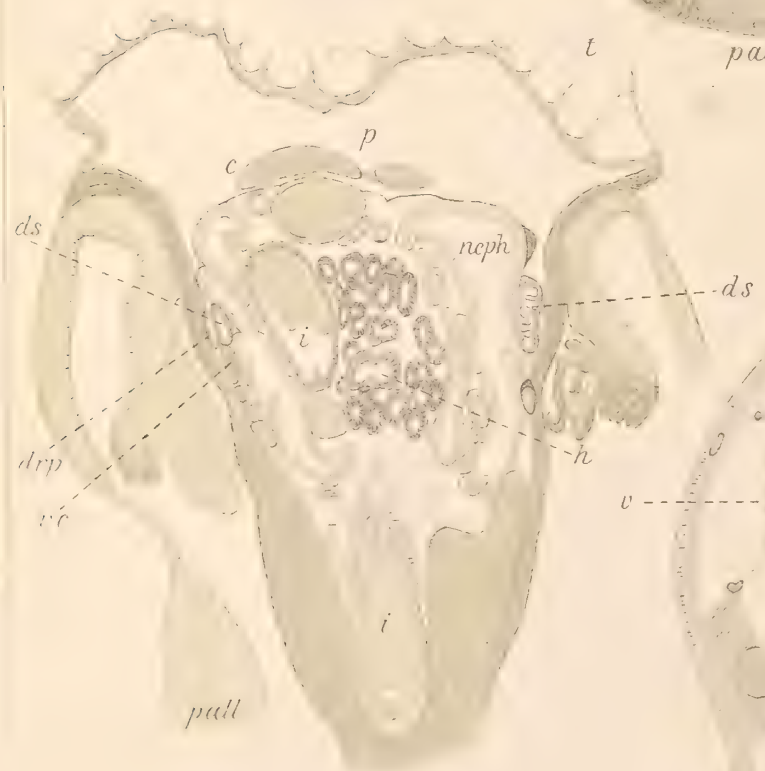

t
p
c
neph
ds
ds
i
drp
vc
h
i
pall

Fig.157.

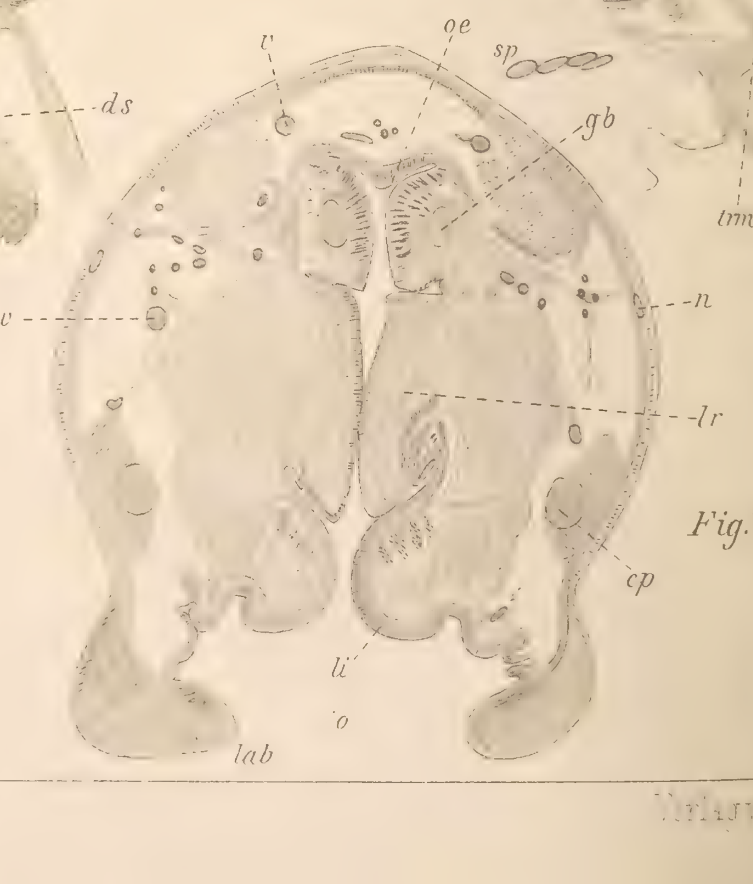

v
oe
sp
gb
n
v
lr
cp
li
o
lab

Fig.161.

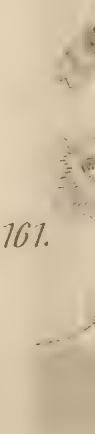


Fig.155.

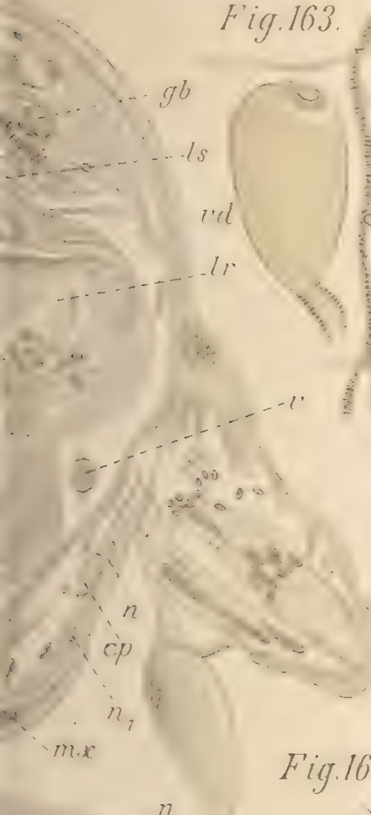

gb
ls
vd
lr
v
n
cp
n_1
mx

Fig. 163.

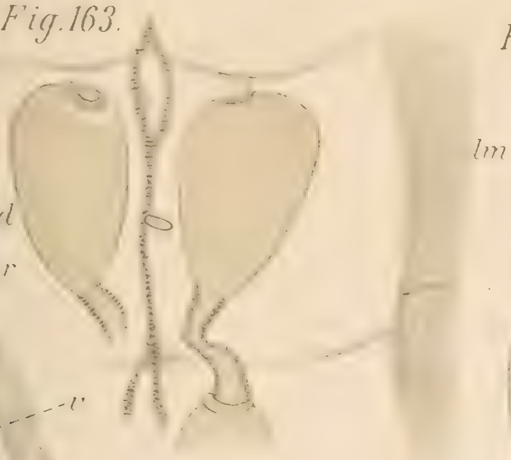


Fig. 166.

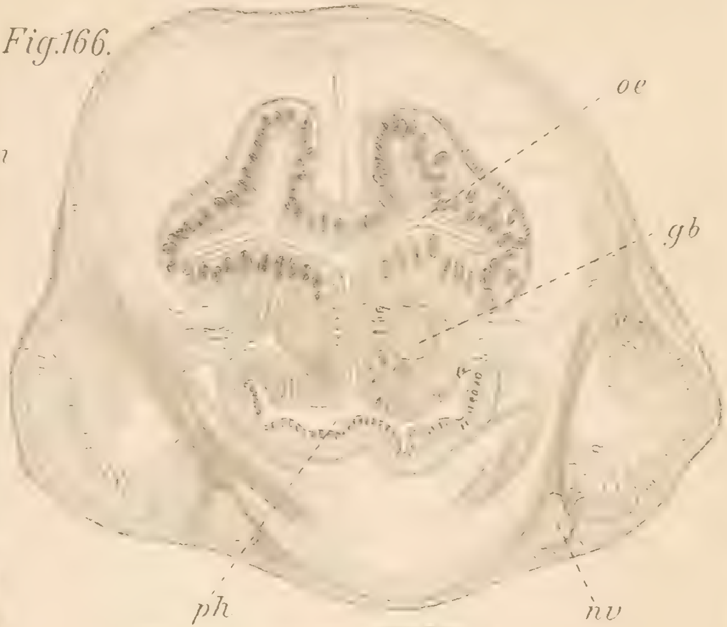


Fig. 162.

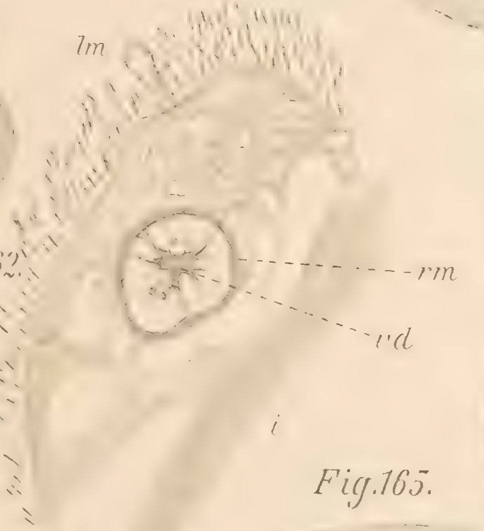
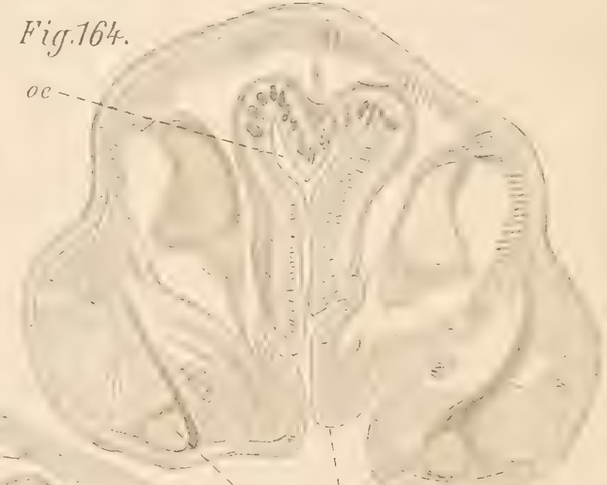


Fig. 164.



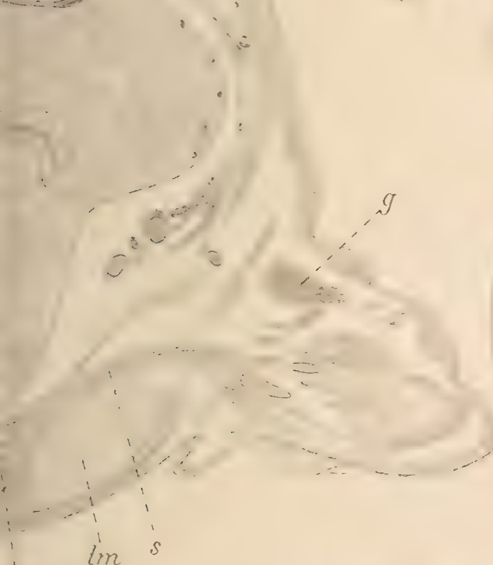
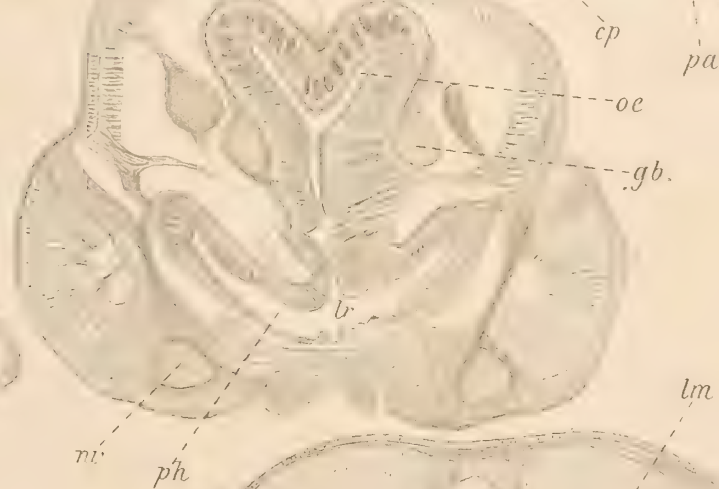

n
lm
r
g
nr
lm
s

Fig. 165.


oe
gb.
br
nr
ph

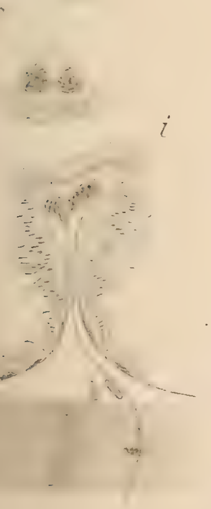
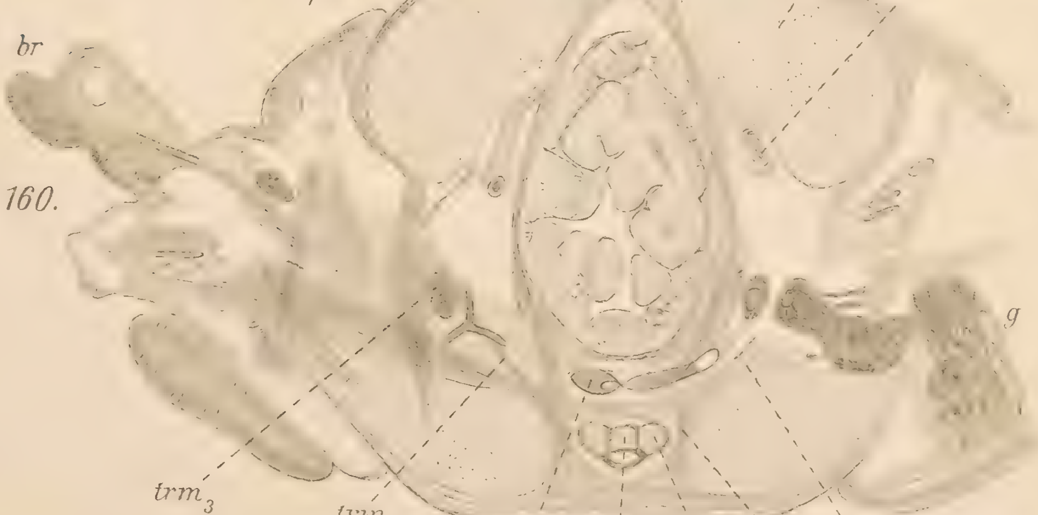


Fig. 160.


lm
vd
br
g
trm_3
trm_2
vv
nm
nv
trm_1
s

mann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Fig. 151.

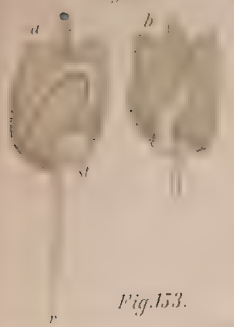


Fig. 152.

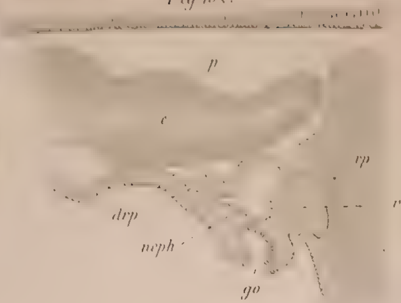

p
c
rp
drp
rc
neph
go

Fig. 153.

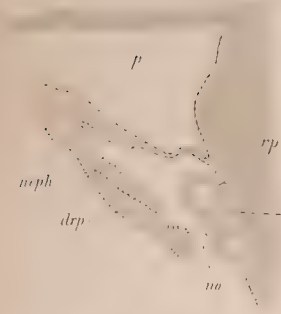

p
rp
neph
drp
rc
no

Fig. 156.

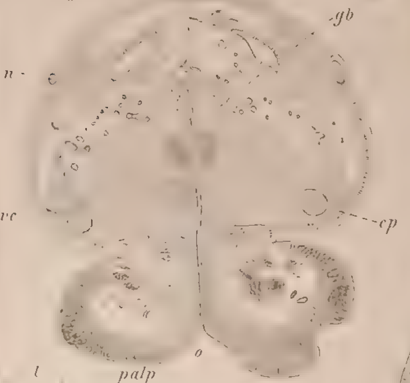

gb
n
cp
a
palp
o

Fig. 154.

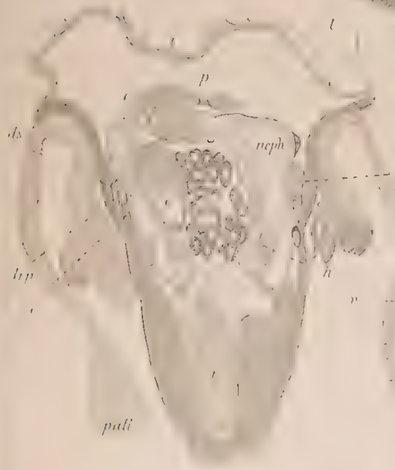

t
p
ds
neph
ds
lip
h
n
pali

Fig. 155.

Fig. 157.

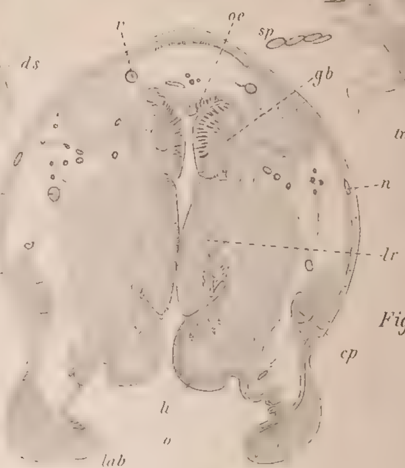

r
oe
sp
gb
c
n
lr
cp
h
o
lab

Fig. 158.

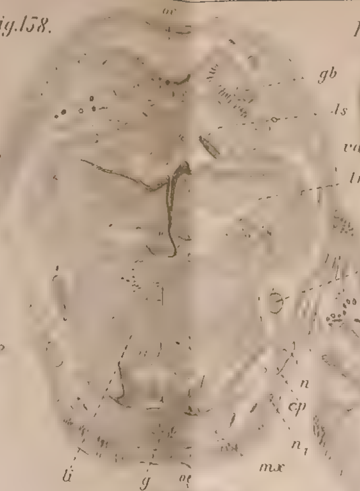

oe
gb
ds
vd
lr
r
n
cp
n_1
li
g
oe
mx

Fig. 159.

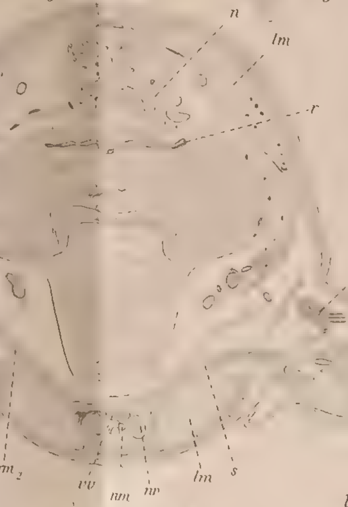

n
lm
r
g
trm_2
rv
nm
nv
lm
s

Fig. 161.

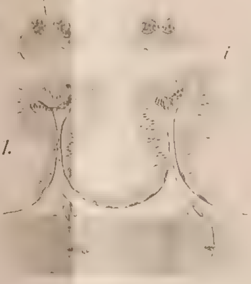


Fig. 163.

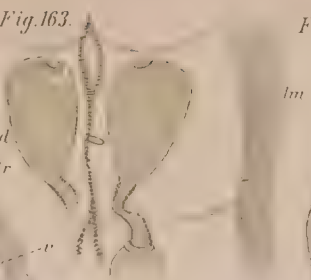


Fig. 166.

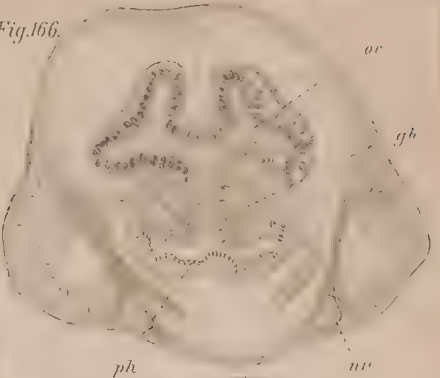


Fig. 162.

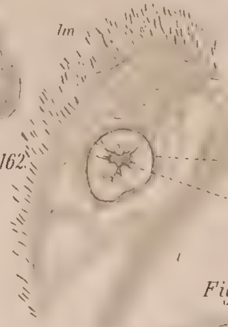


Fig. 164.

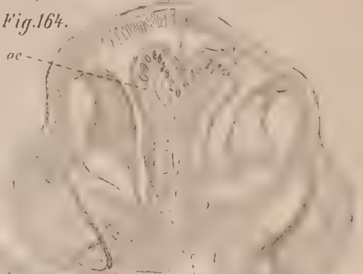


Fig. 165.

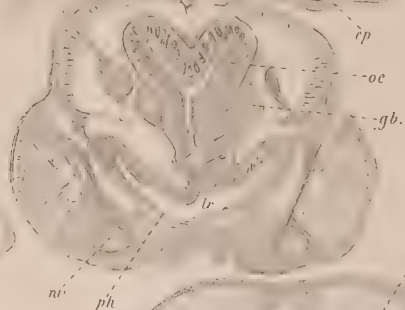
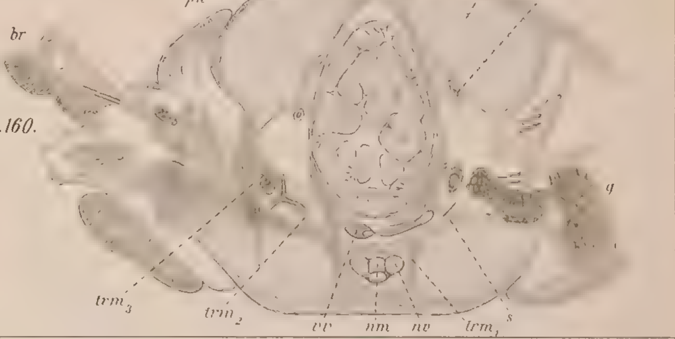

oe
gb.
lr
nv
ph

Fig. 160.

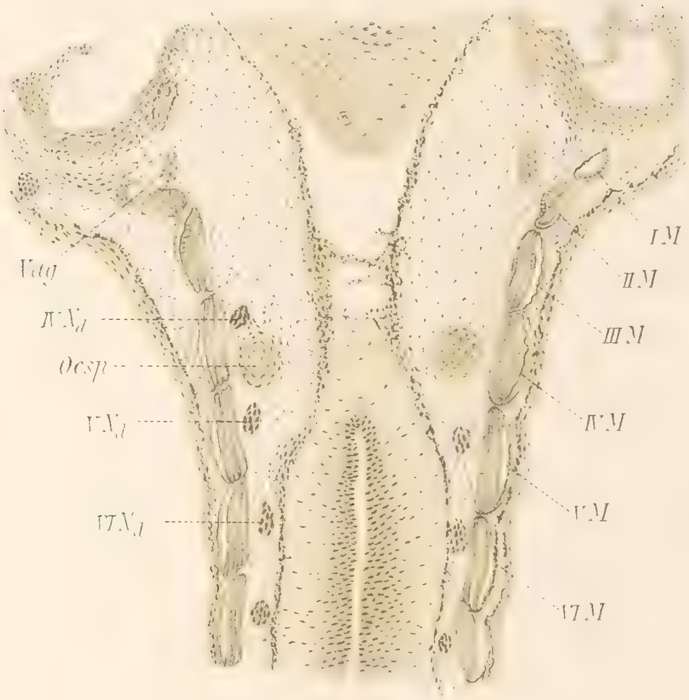

lm
vd
br
q
trm_3
trm_2
rv
nm
nv
trm_1
s

Thiele gez.

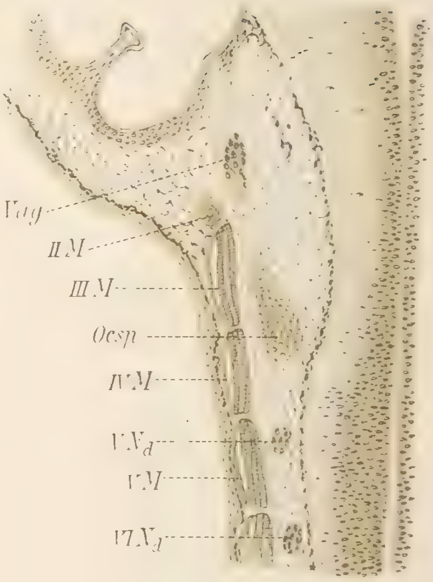
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

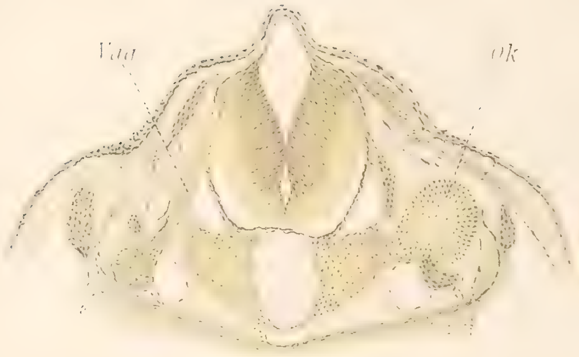
1


Vag
IV N_d
Oesp
V N_d
VI N_d
I M
II M
III M
IV M
V M
VI M

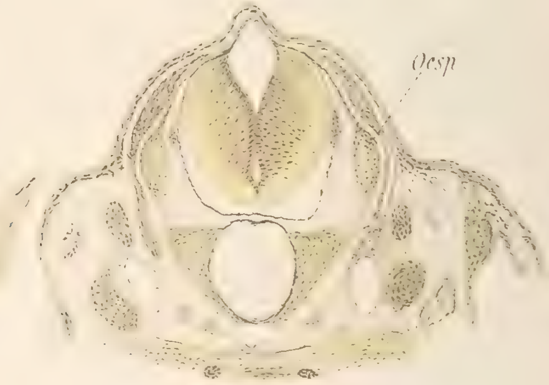
2


Vag
II M
III M
Oesp
IV M
V N_d
V M
VI N_d

3


Vag
Ok

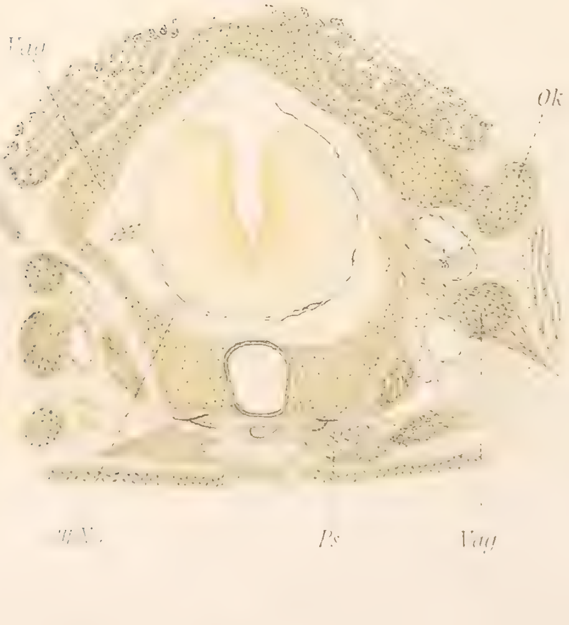
4


Oesp

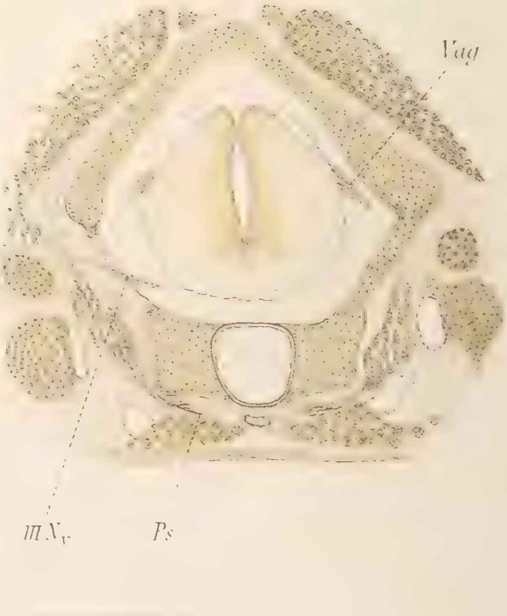
5

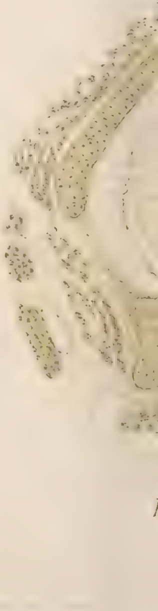
Oesp

9

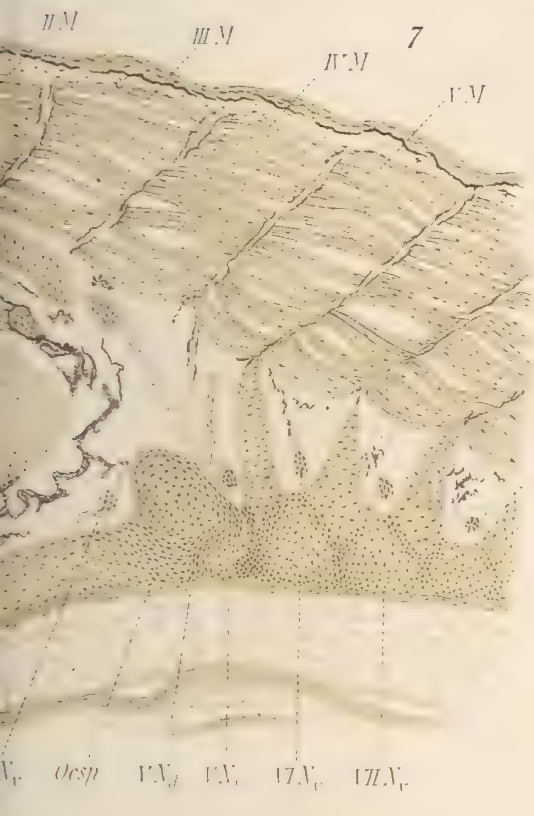

Vag
Ok
II N_v
Ps
Vag

10.

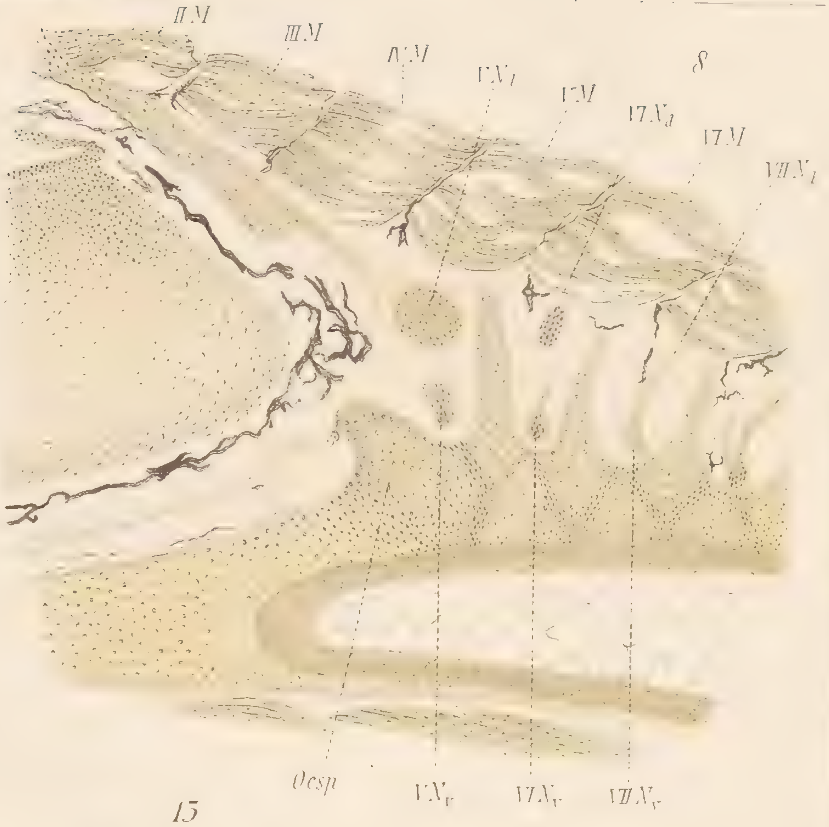

Vag
III N_v
Ps



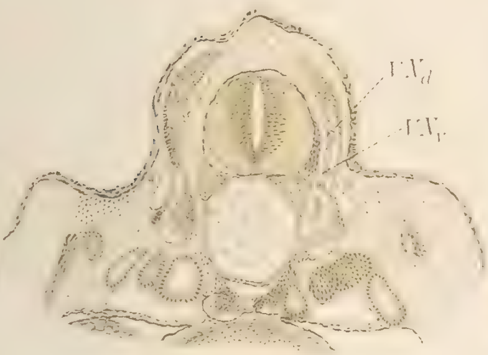
7


II M
III M
IV M
V M
N_v
Oesp
V N_d
V N_v
VI N_v
VII N_v

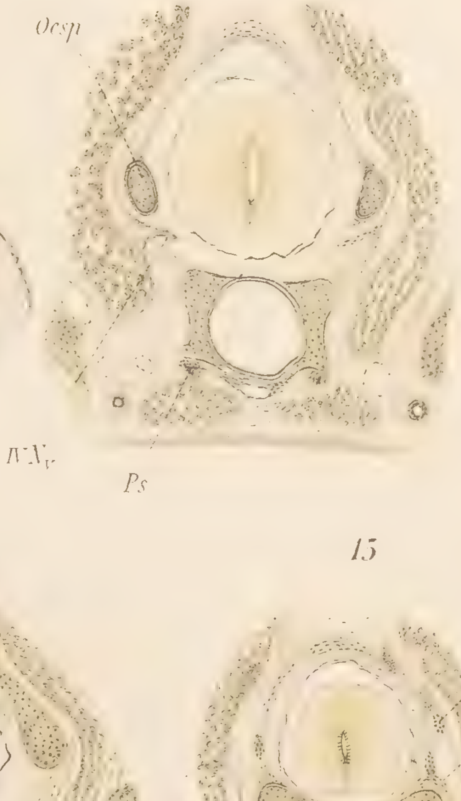
8


II M
III M
IV M
V N_d
V M
VI N_d
VI M
VII N_d
Oesp
V N_v
VI N_v
VII N_v

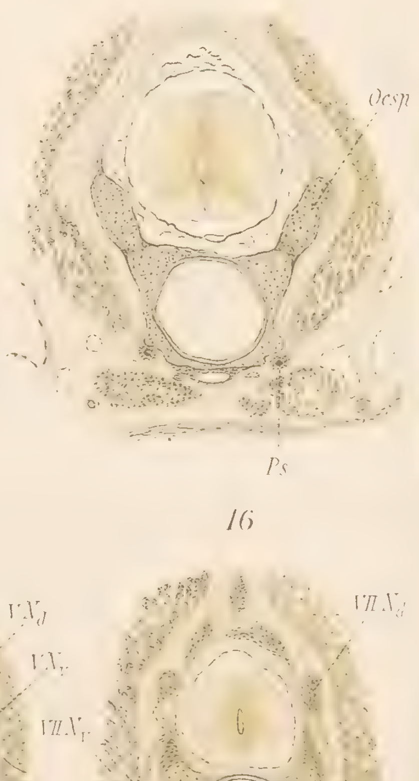
6



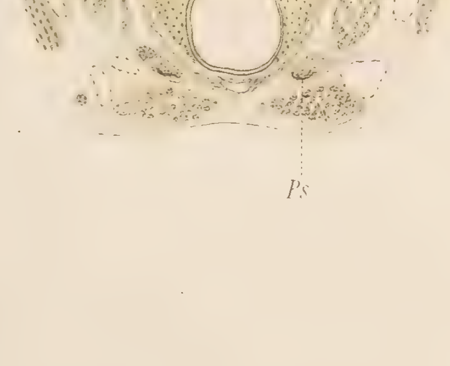
13


Oesp
IV N_v
Ps

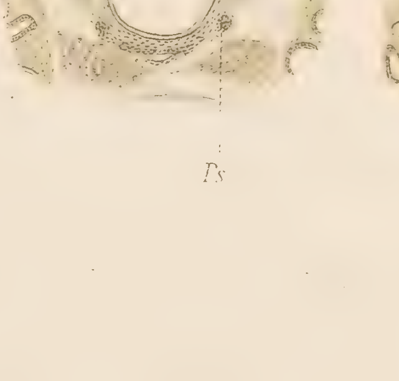
14



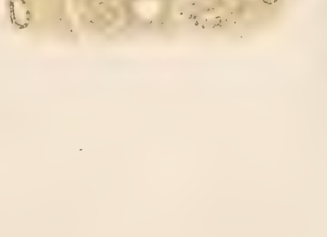
12



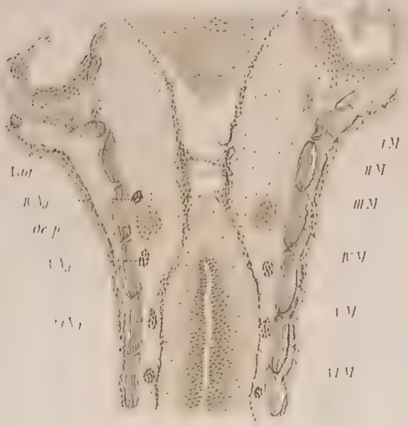
15


V N_d
V N_v
VII N_v
Ps

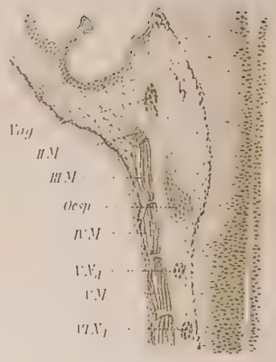
16



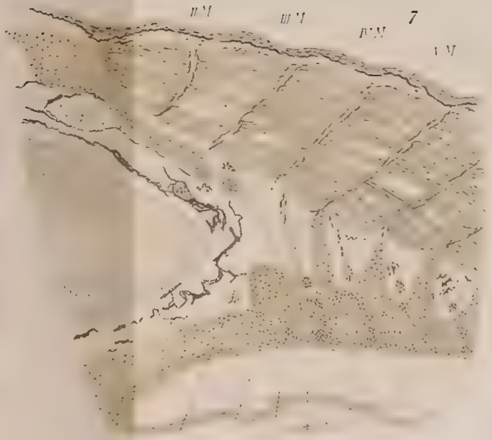
1


Vag
IV N_d
Oesp
V N_d
VI N_d
I M
II M
III M
IV M
V M
VI M

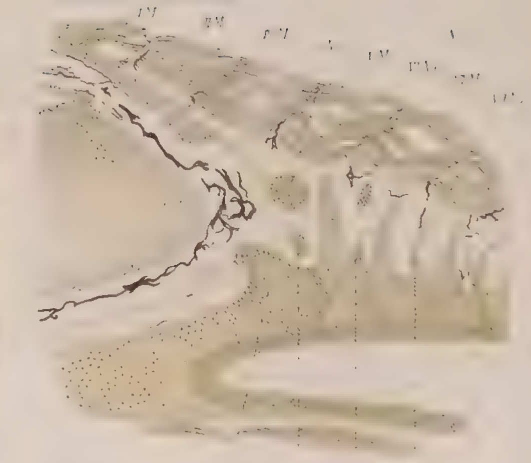
2


Vag
II M
III M
Oesp
IV M
V N_d
V M
VI N_d

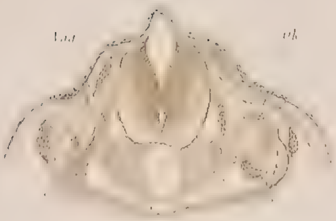
7


II M
III M
IV M
V M
IV N_v
Oesp
V N_d
V N_v
VI N_v
VII N_v

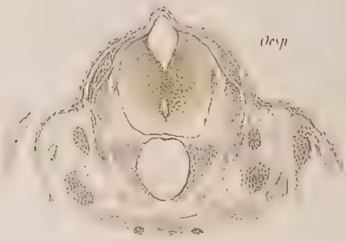
8


I M
II M
III M
IV M
V M
Oesp
V N_v
VI N_v
VII N_v

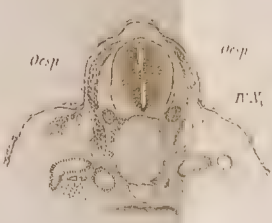
3



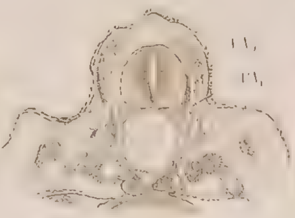
4



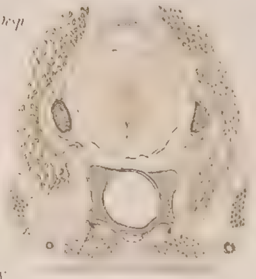
5


Oesp
Oesp
IV N_v

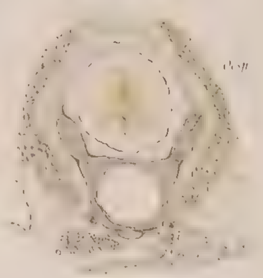
6



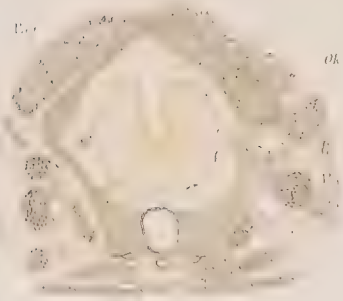
13


Oesp
IV N_v
Ps

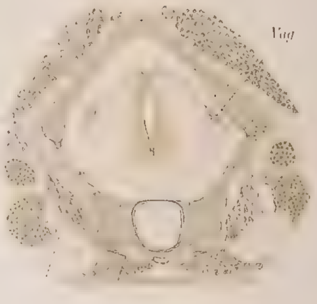
14



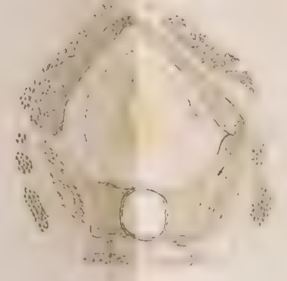
9


Vag
Ok
III N_v
Vag

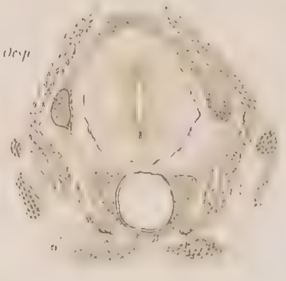
10


Vag
III N_v
Ps

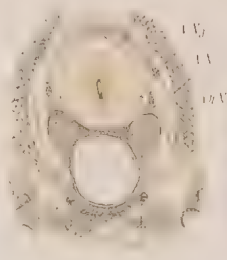
11



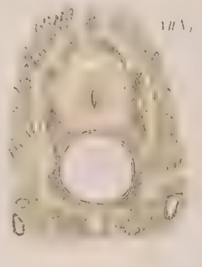
12



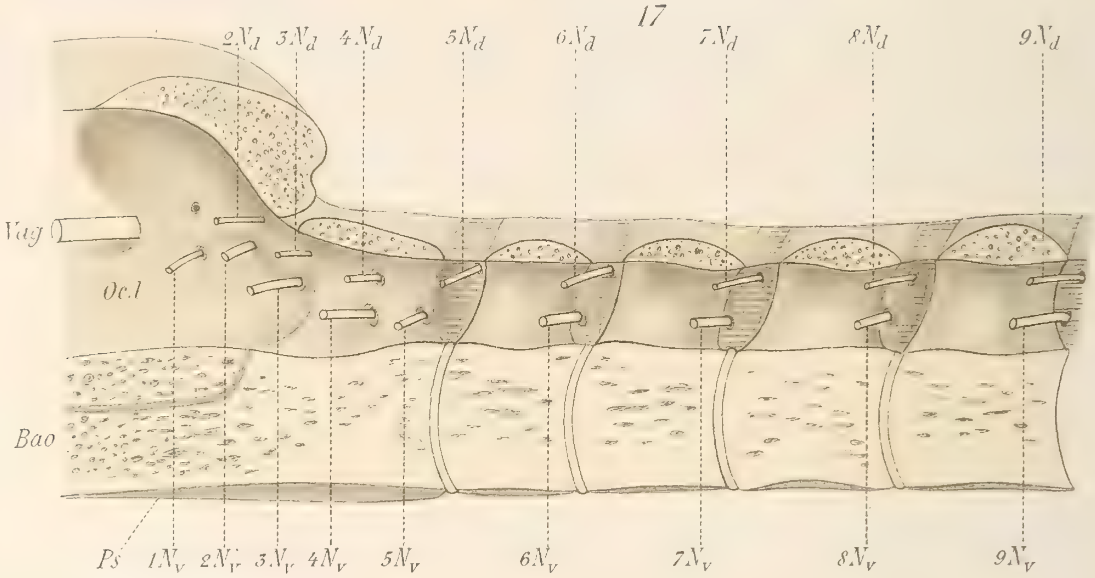
15



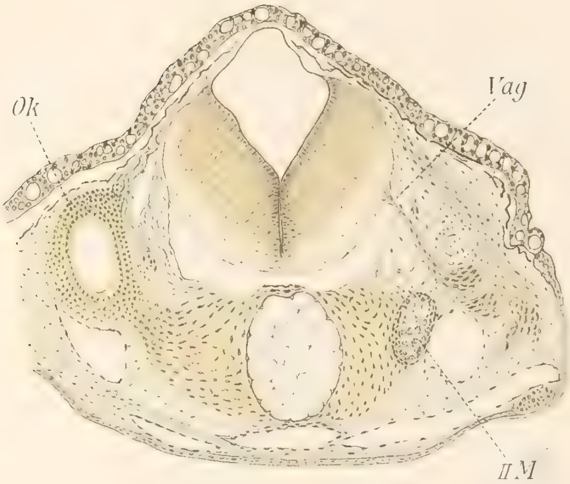
16



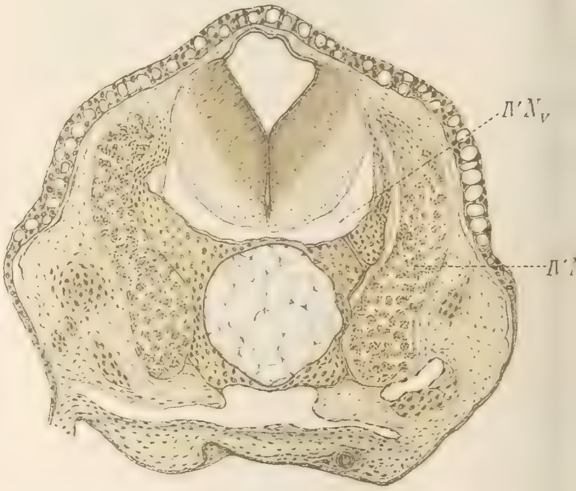
17


2Nd
3Nd
4Nd
5Nd
6Nd
7Nd
8Nd
9Nd
Vag
Oc.l
Bao
Ps
1Nv
2Nv
3Nv
4Nv
5Nv
6Nv
7Nv
8Nv
9Nv

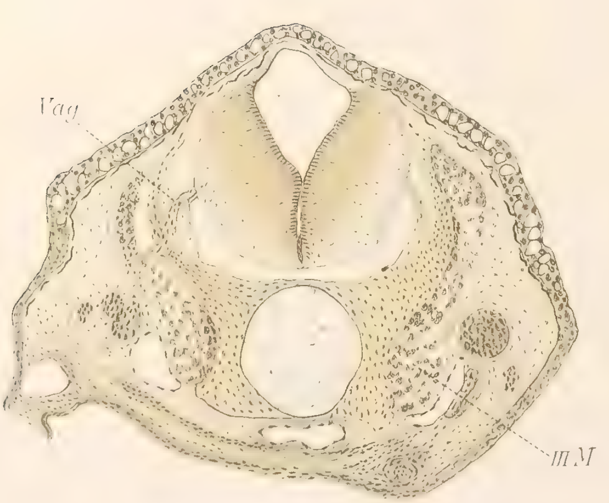
21



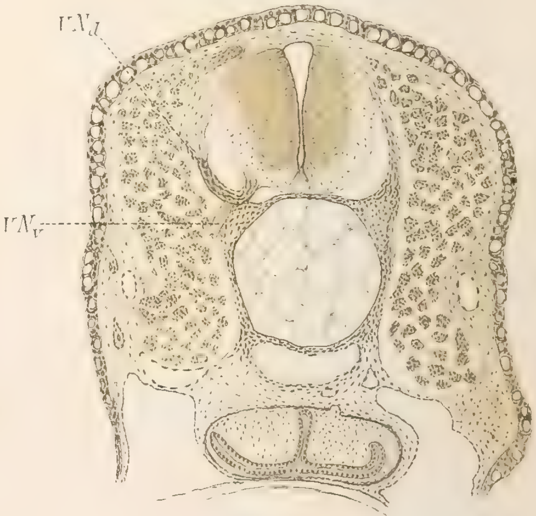
23



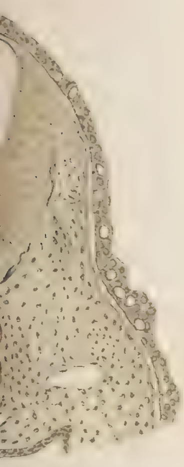
22



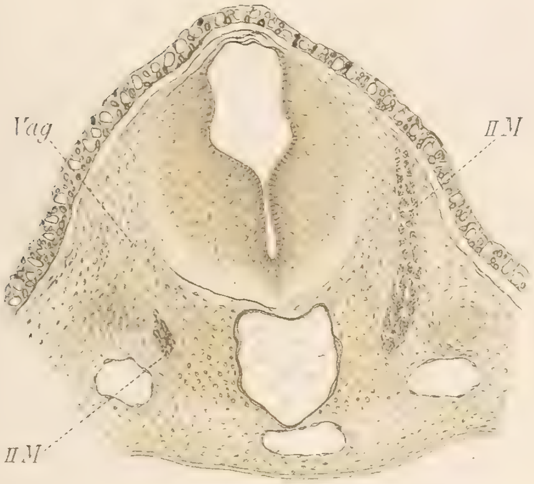
24



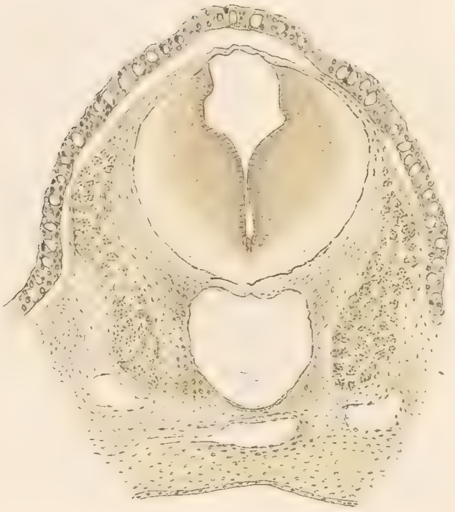
Verlag von Wilhel



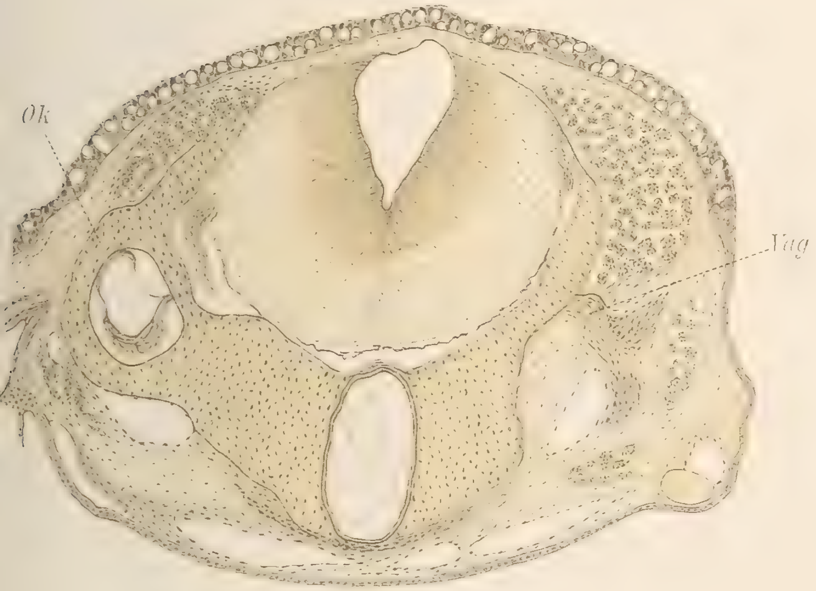
19



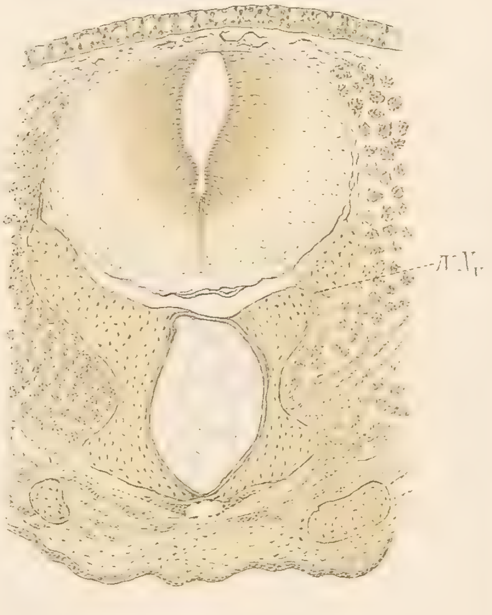
20



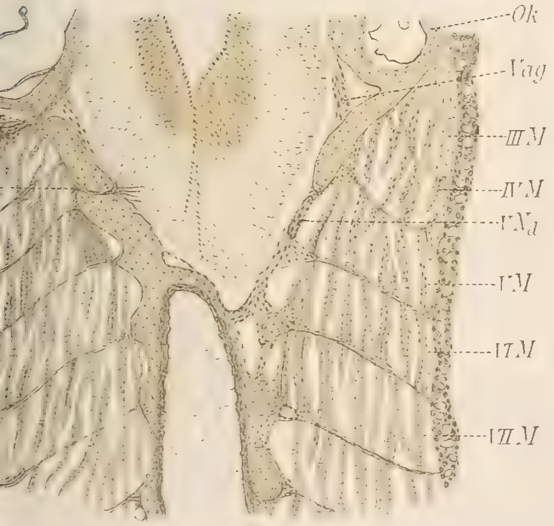
25



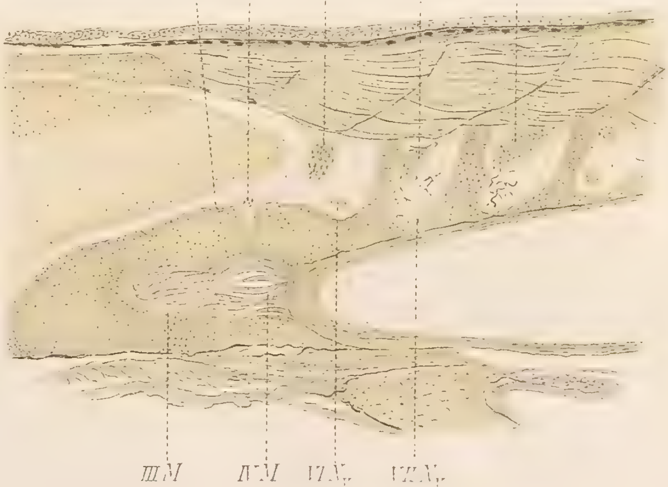
26



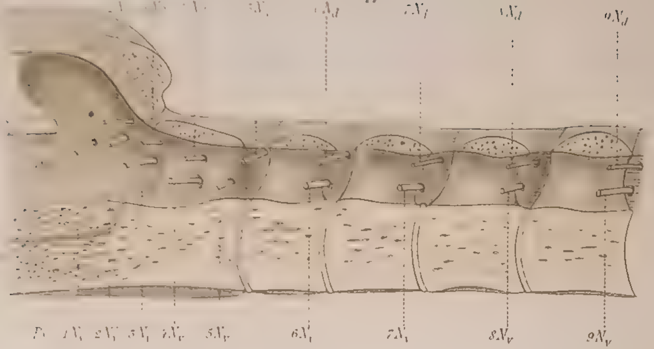
27


Ok
Vag
III M
IV M
V N_d
V M
VI M
VII M

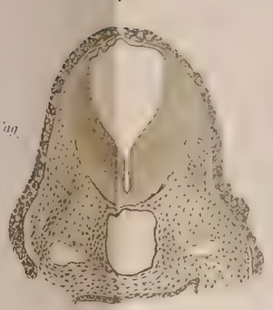
28


IV N_v
V N_v
VI N_d
VII N_d
VIII N_d
III M
IV M
VI N_v
VII N_v

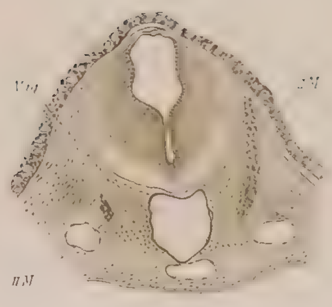
17


7N_1
8N_d
9N_d
P
1N_v
2N_v
3N_v
4N_v
5N_v
6N_v
7N_v
8N_v
9N_v

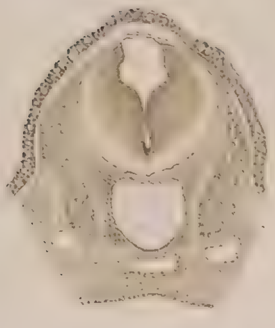
18



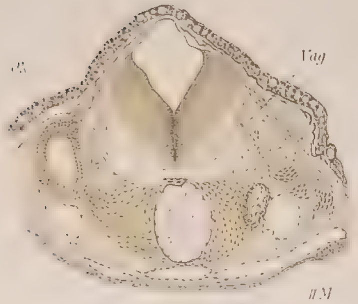
19



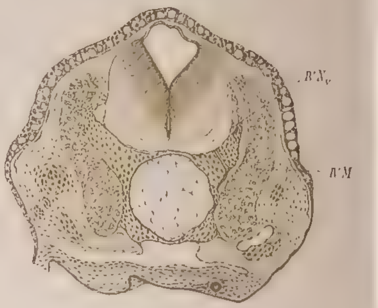
20



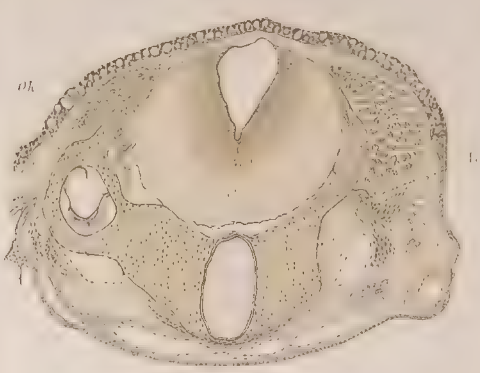
21



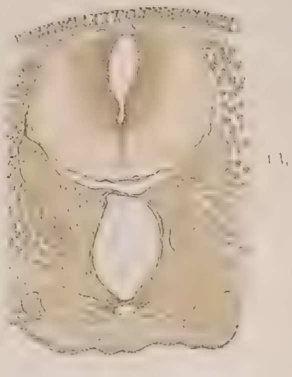
23



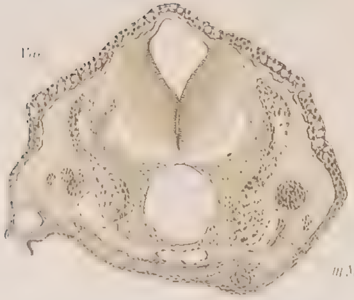
25



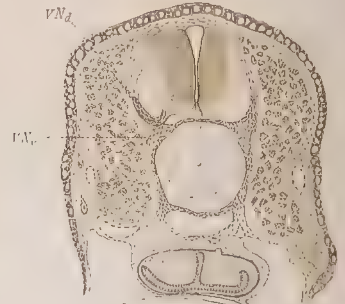
26



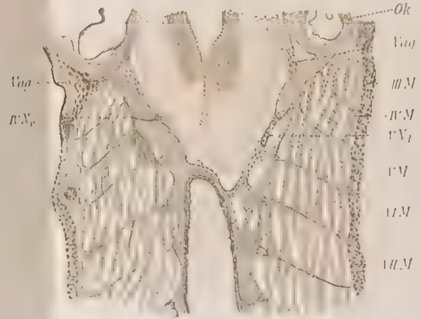
22



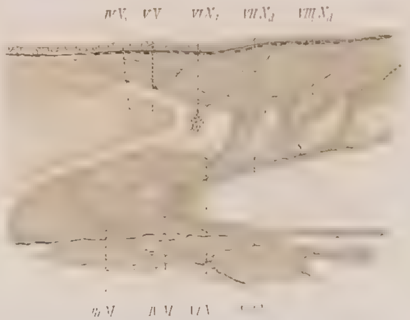
24



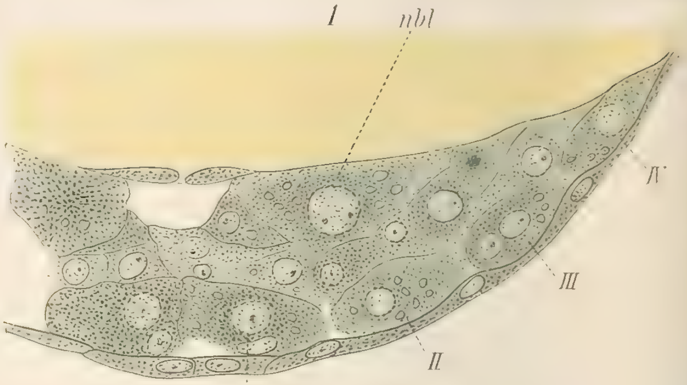
27


Ok
Vag
Vag
IIIM
IVN_v
IVM
VN_1
VM
VIM
VIIM

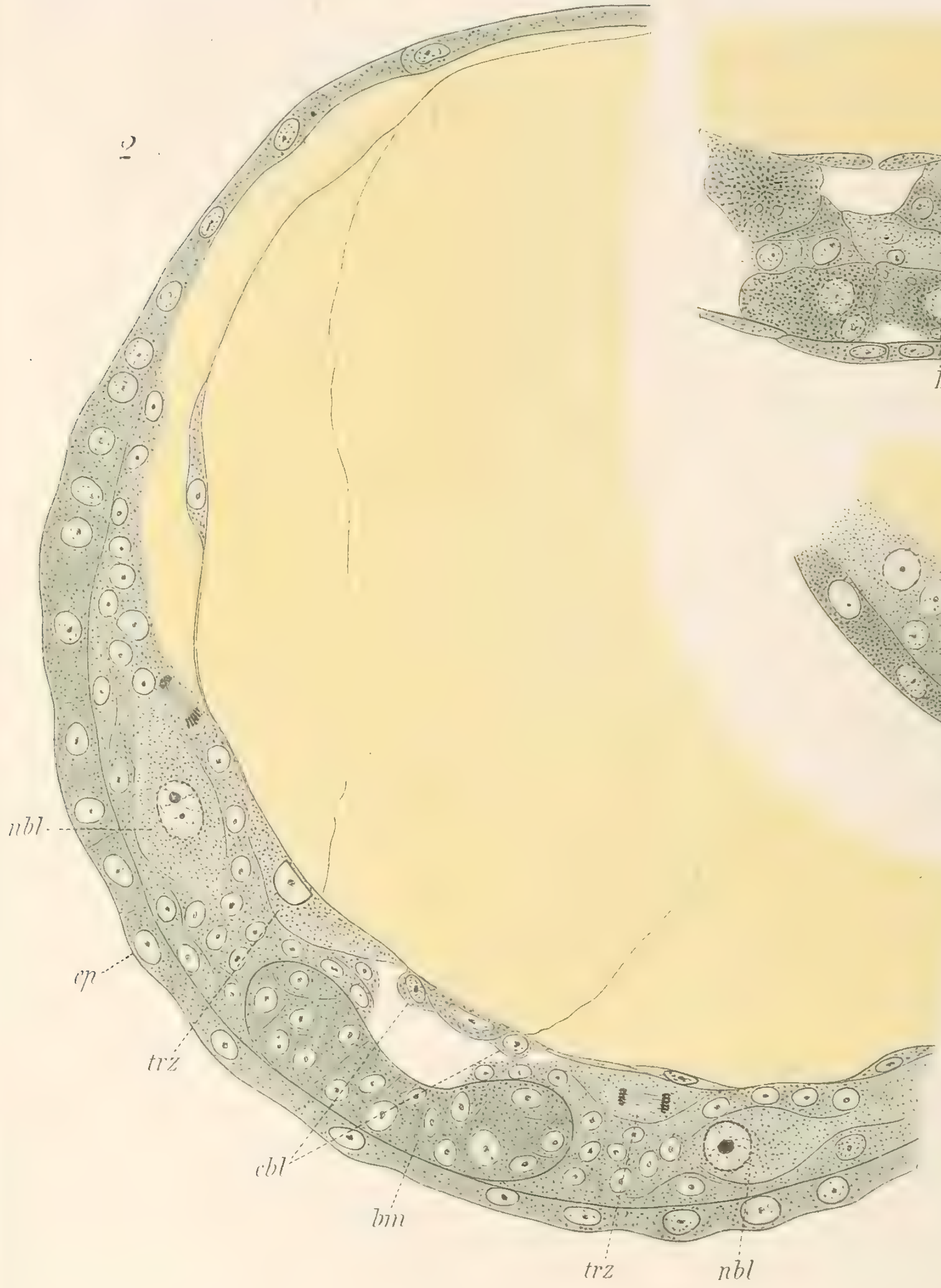
28


IVN_v
VV
VIN_1
VIIN_d
VIIIN_d
IIM
IVM
VIN

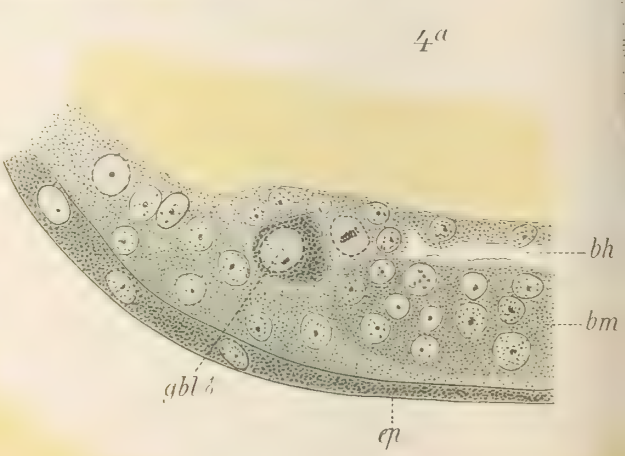
1

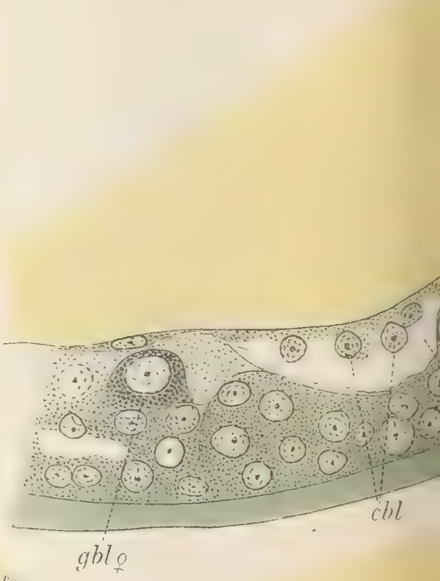

nbl
IV
III
II
I

2

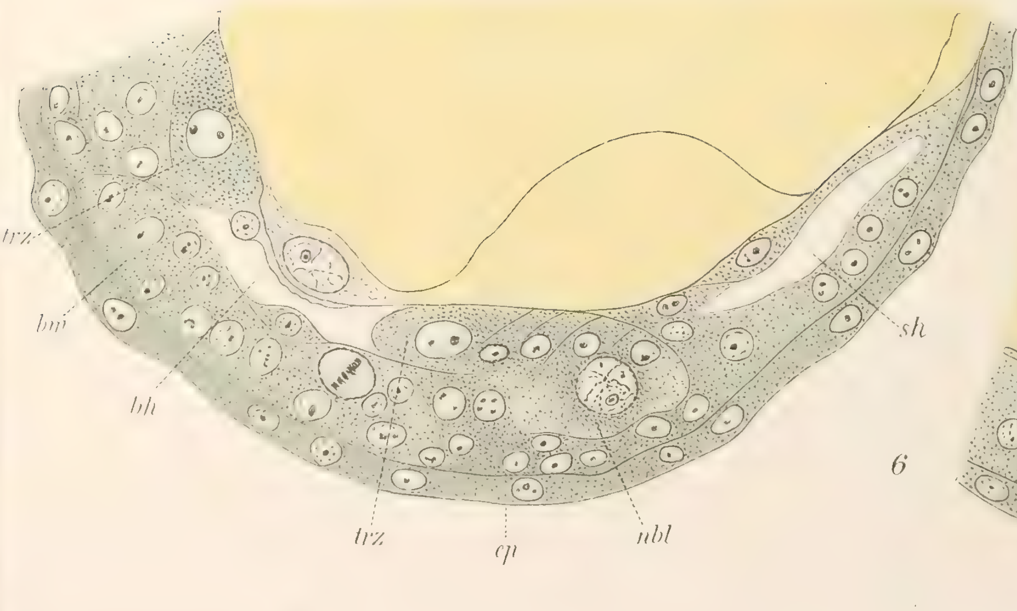

nbl
ep
trz
cbl
bm
trz
nbl

4^a

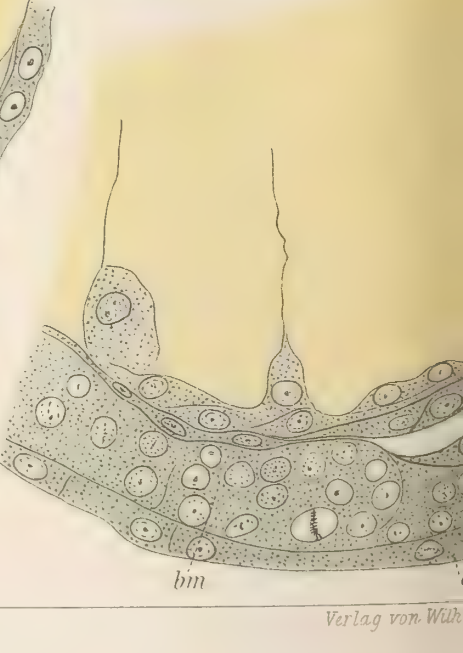

bh
bm
gbl ♂
ep

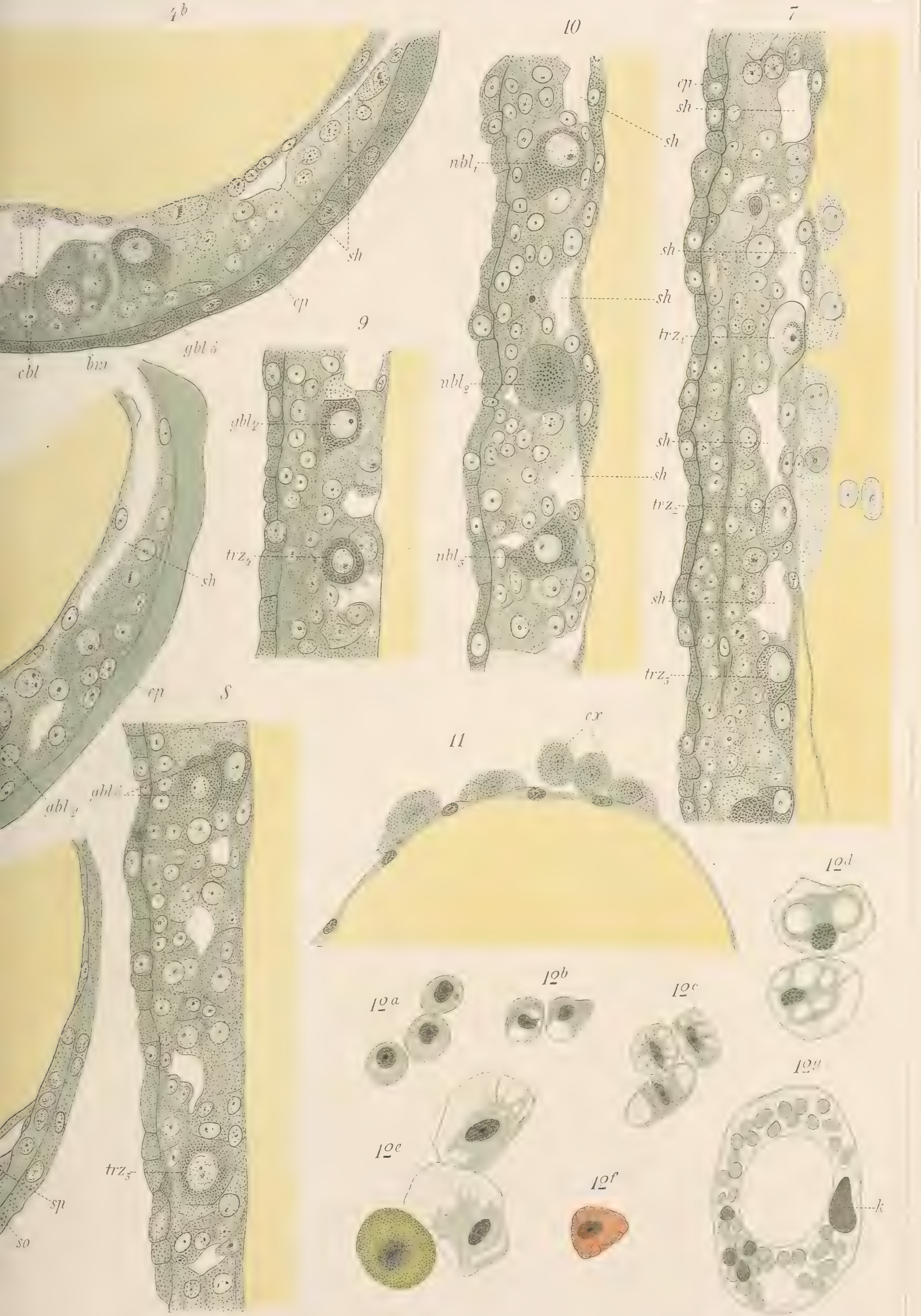

cbl
gbl ♀

3


trz
bm
bh
sh
trz
ep
nbl

6


bm

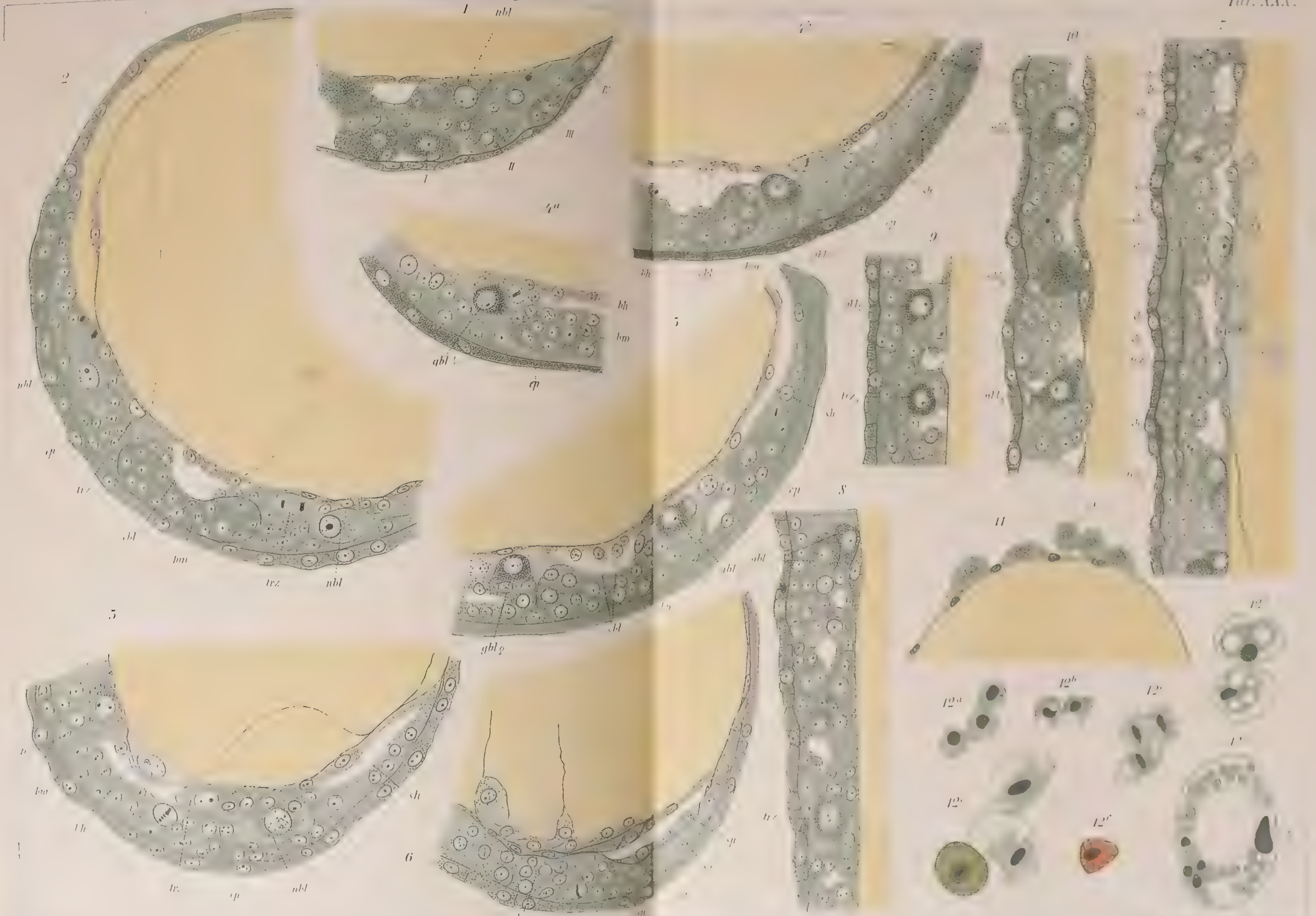

4b
cbl
bm
gbl_6
ep
sh
10
sh
nbl_1
nbl_2
nbl_3
7
ep
sh
trz_1
trz_2
trz_3
9
gbl_4
trz_4
8
gbl
gbl_2
trz_5
sp
so
11
ex
12a
12b
12c
12d
12e
12f
12g
k

n, Leipzig

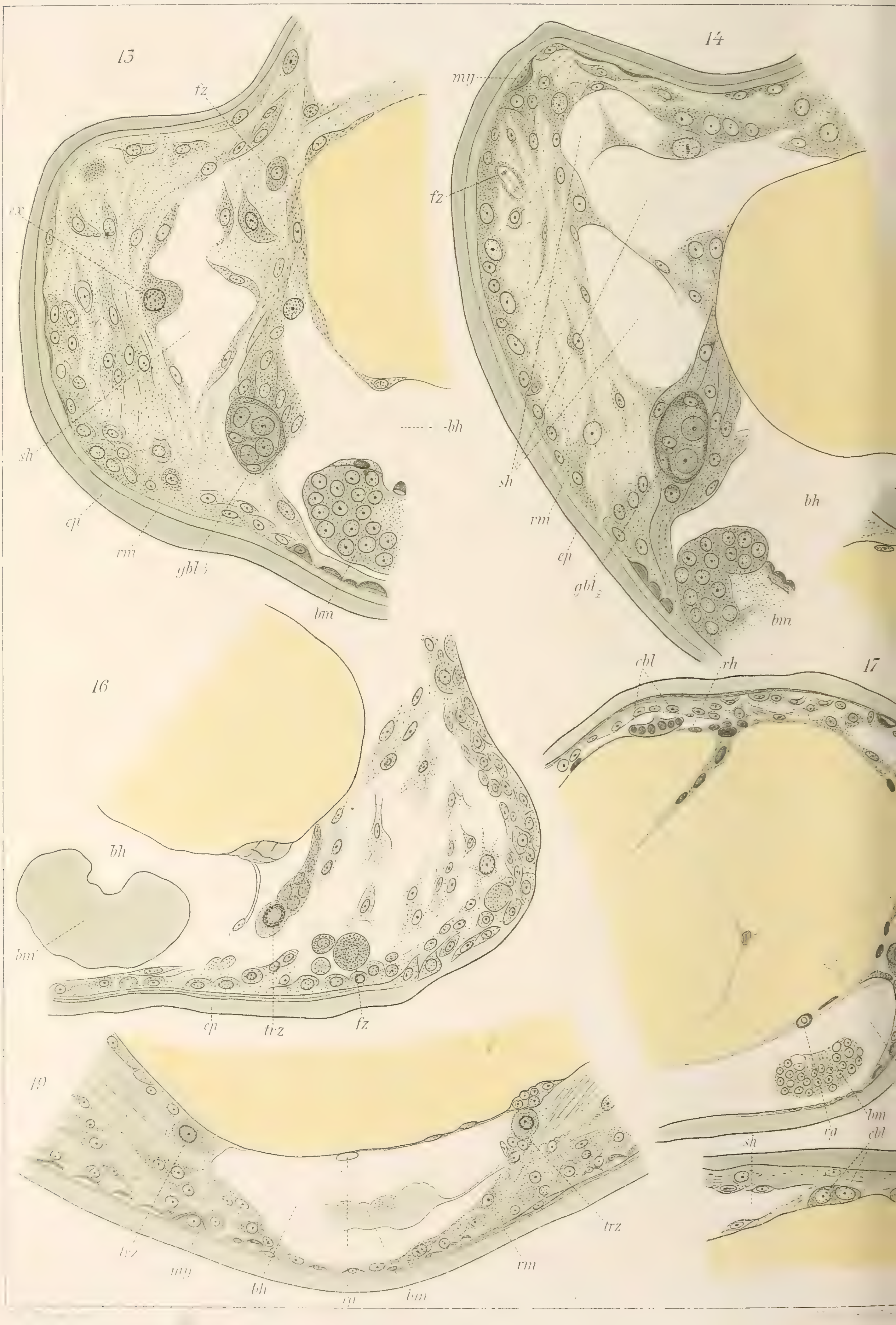
Lith. Anst. v Werner & Winter, Fr

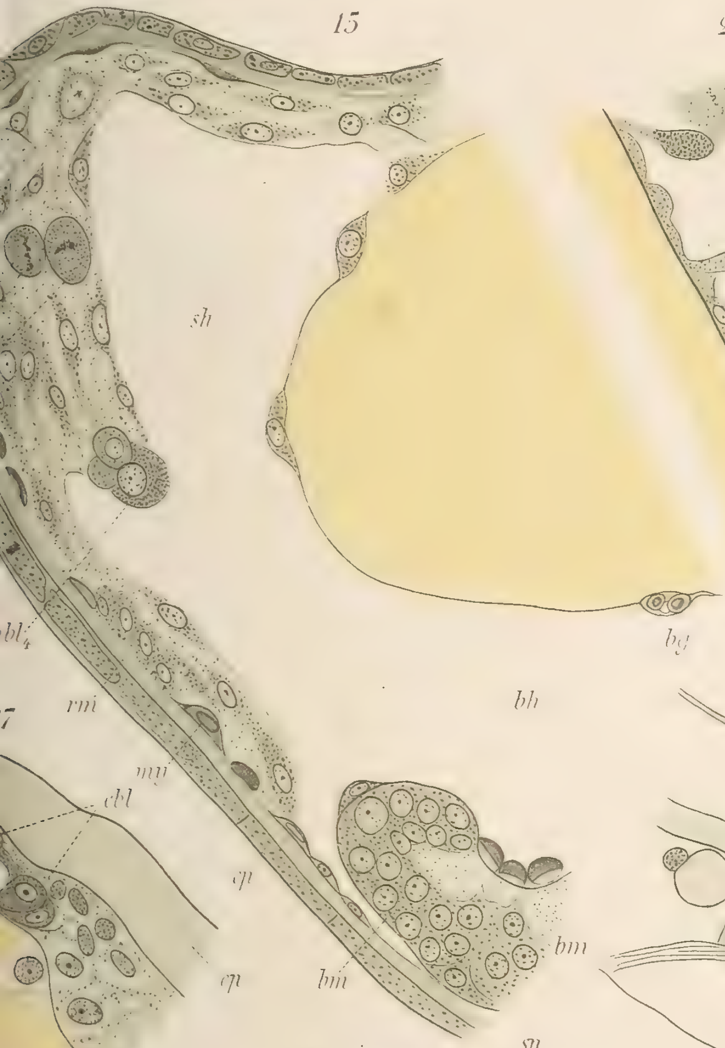
Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXXII.

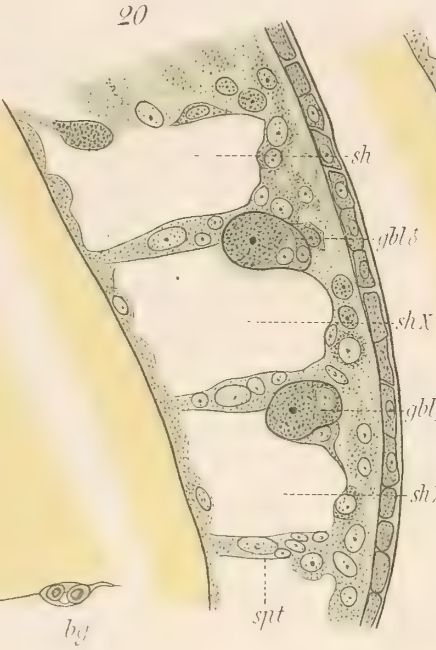
Taf. XXX.

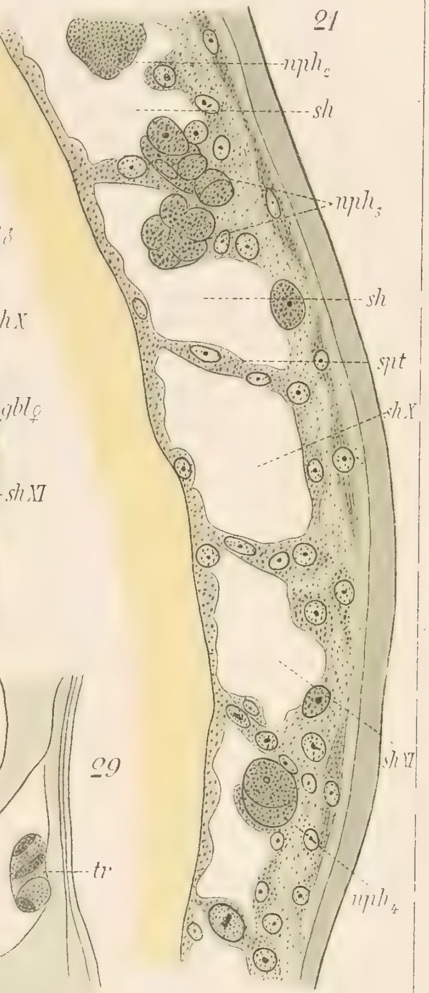

1
nbl
I
II
III
IV
2
nbl
ep
trz
bl
bm
trz
nbl
3
4
4a
bh
bm
gbl
ep
5
6
7
8
9
10
11
12
12a
12b
12c
12d
12e
12f
sh
dl
ep
gbl
trz
tr.
ep
nbl
bm
lh
sh
abl

Verlag von Wilh

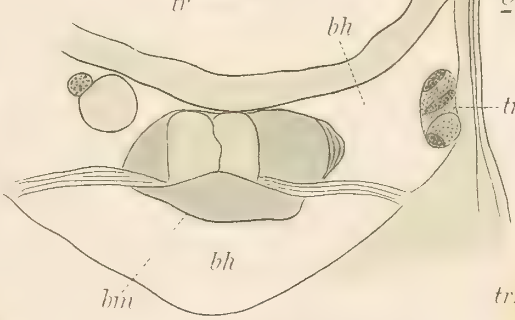

13
fz
ex
sh
ep
rm
gbl₁
bm
bh
14
my
fz
sh
rm
ep
gbl₂
bm
bh
16
bh
bm
ep
trz
fz
17
cbl
rh
rg
bm
sh
cbl
19
trz
my
bh
rg
bm
rm
trz

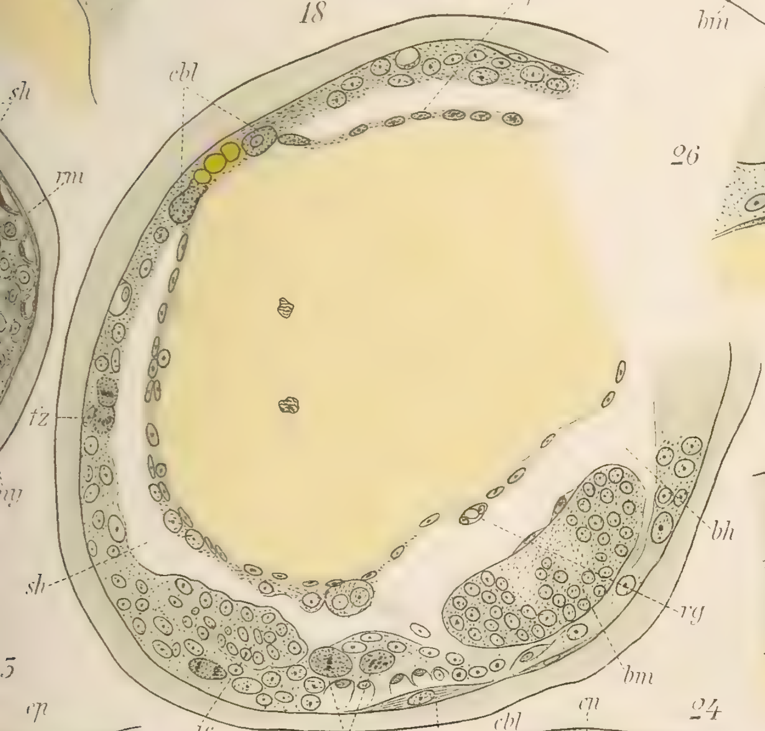

15
sh
gbl4
rm
my
cbl
ep
ep
bm
bm
bh
bg
7

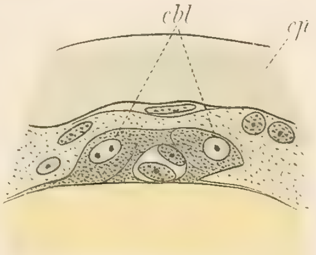

20
sh
gbl♂
shX
gbl♀
shXI
spt

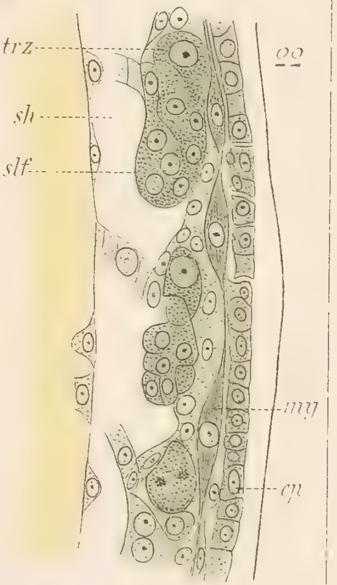

21
nph2
sh
nph3
sh
spt
shX
shXI
nph4

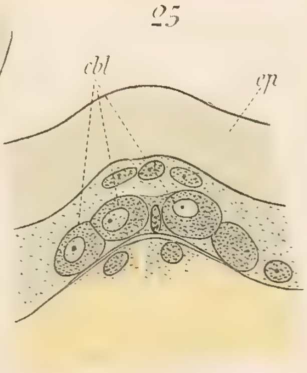
28
tr

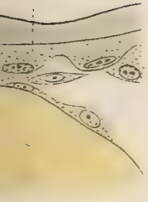

29
bh
tr
bh
bm

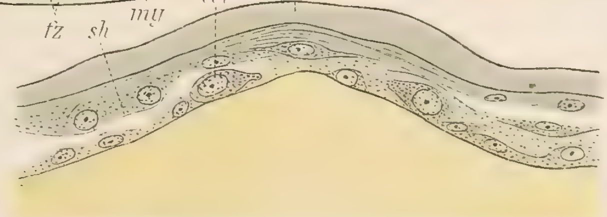

18
sp
cbl
sh
rm
tz
my
sh
bh
rg
bm
slf
tz
my

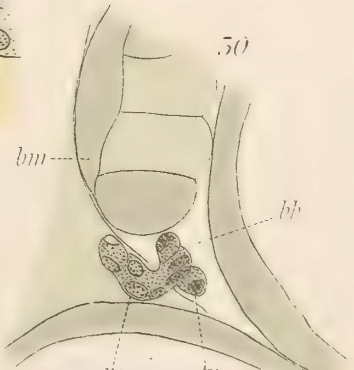

26
cbl
ep

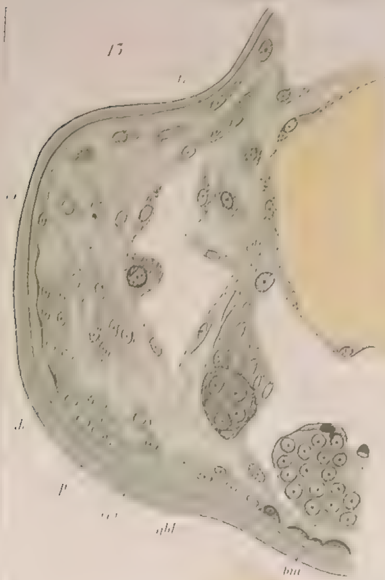

22
trz
sh
slf
my
ep

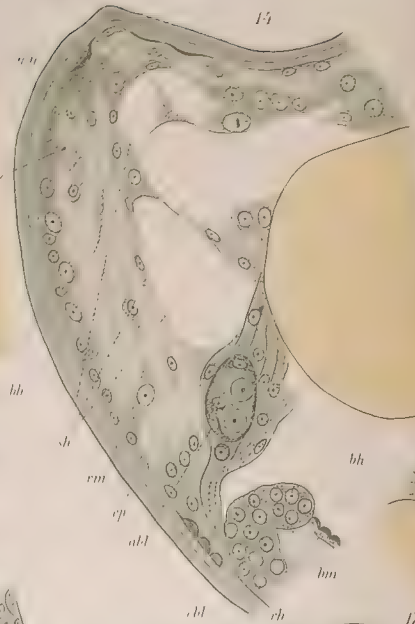

25
cbl
ep

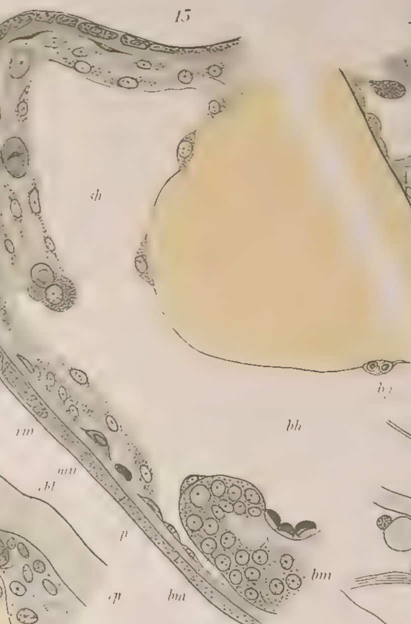

5
ep

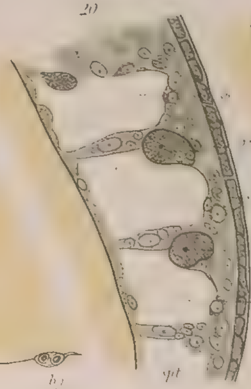

24
sh
cbl
ep

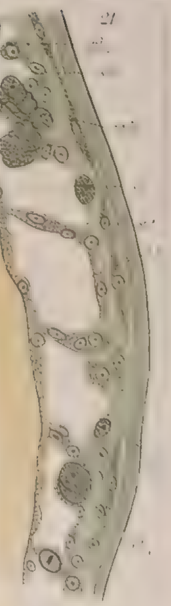

30
bm
bh
tr
tr

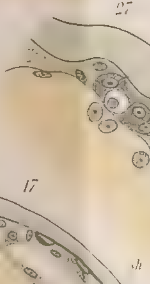

13
bh
p
bm

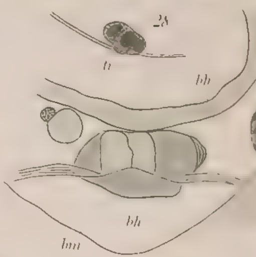

14
rm
ep
abl
bh
bm
ch


15
bh
rm
p
bm

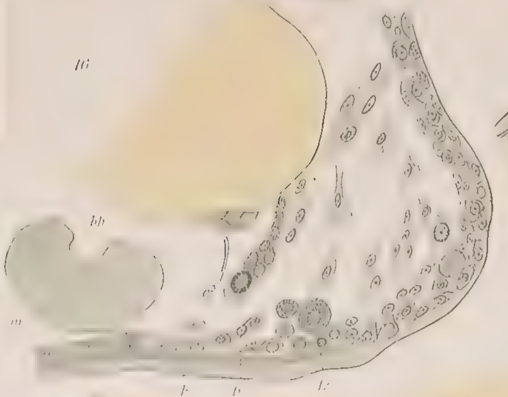

20

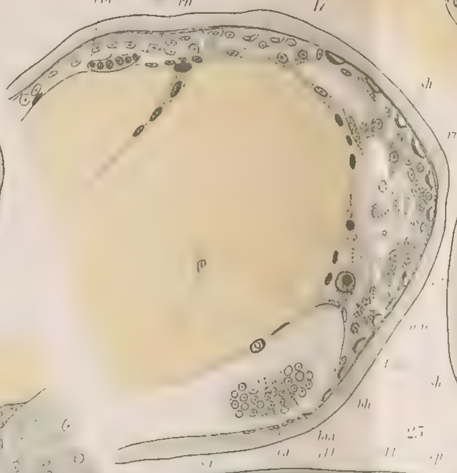

21

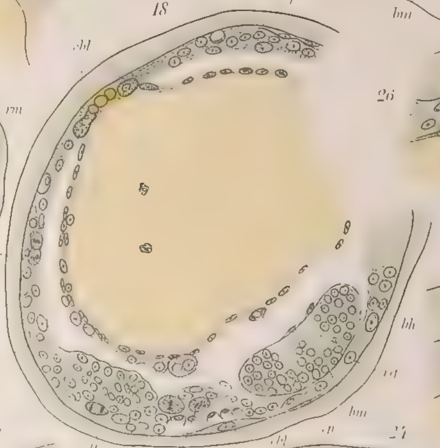

27
ep

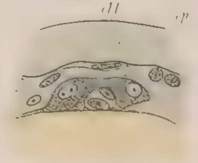

28
bh
bh
bm

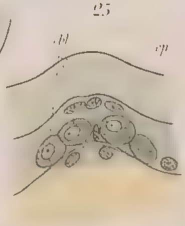
29

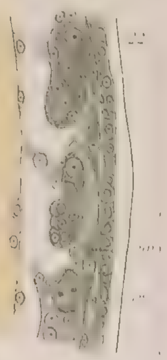

16
bh

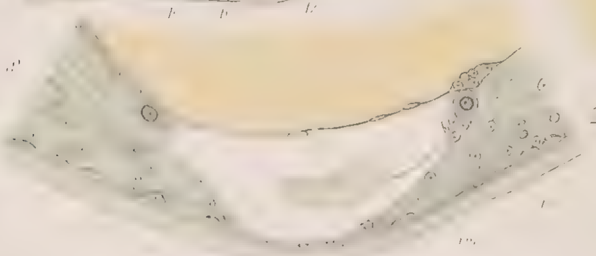

17
rm
bh

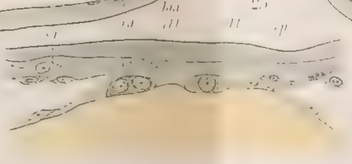

18
bh
bm

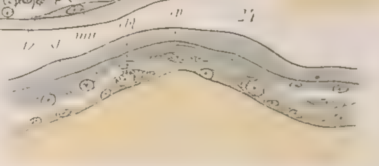

26
ep

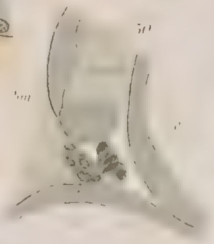

25
ep


22

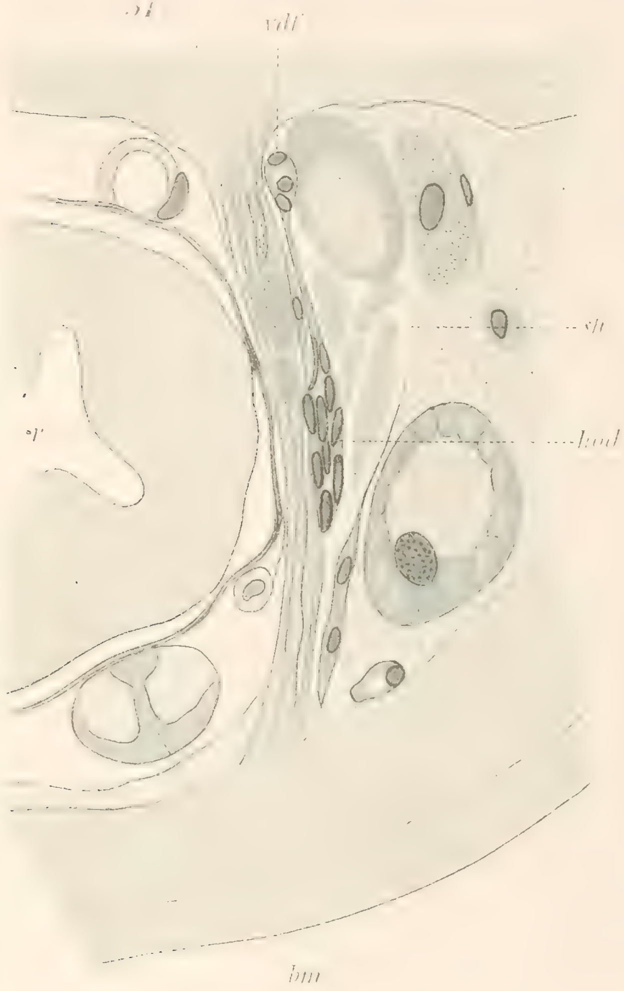

19


23
ep

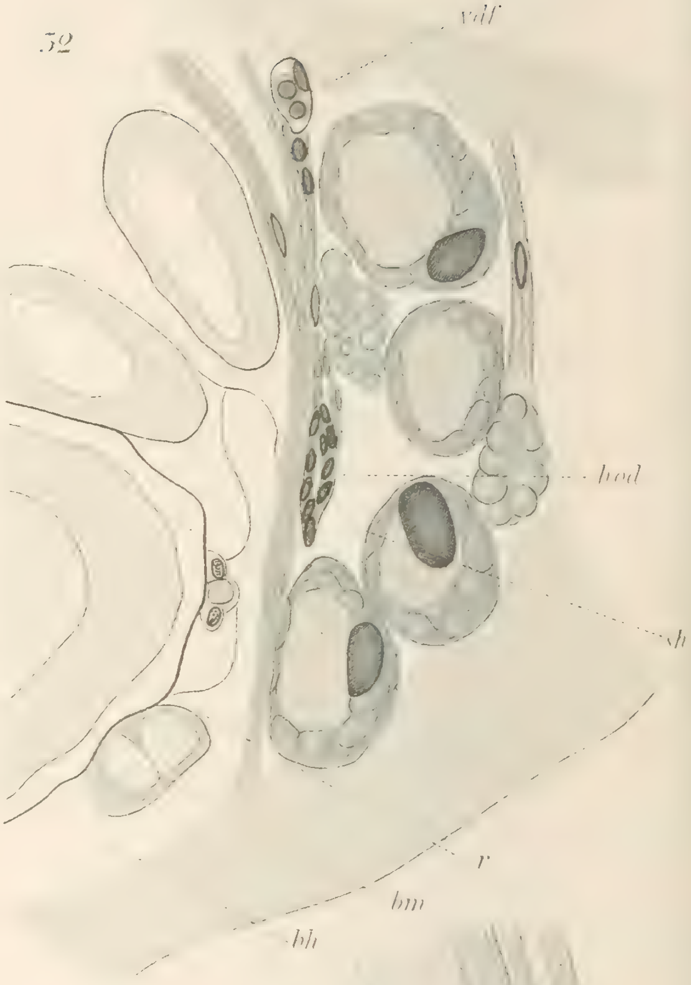

24


30

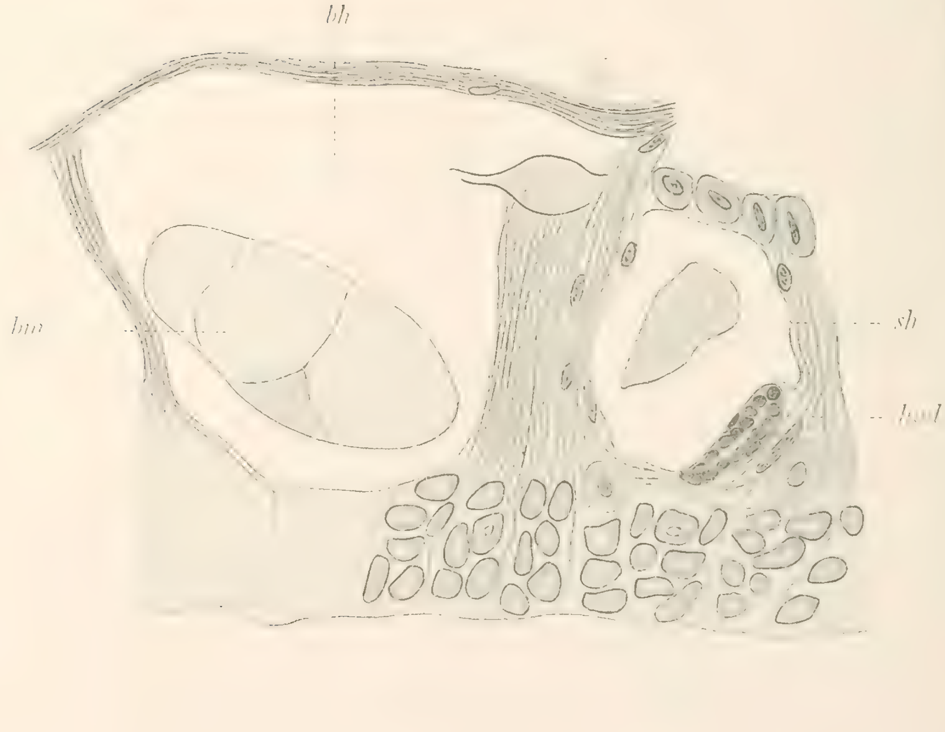
31

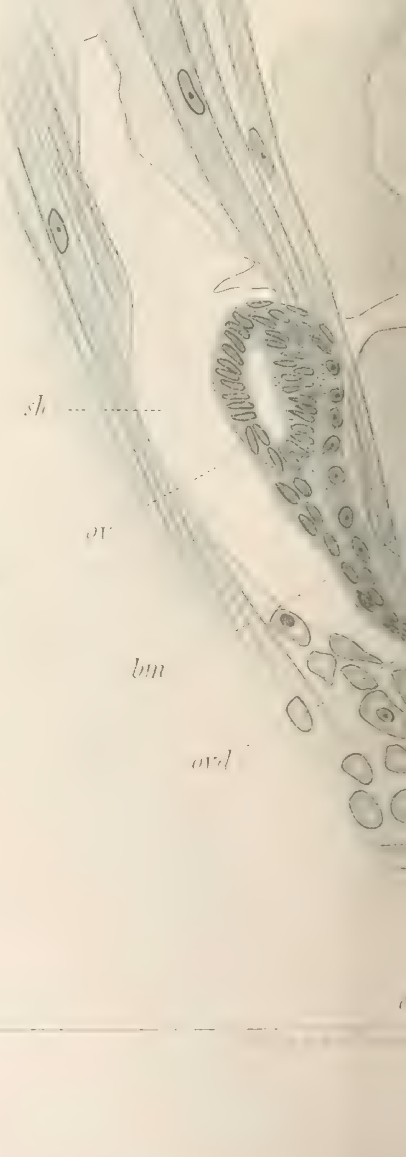

vdf
sh
hod
r
bm

32

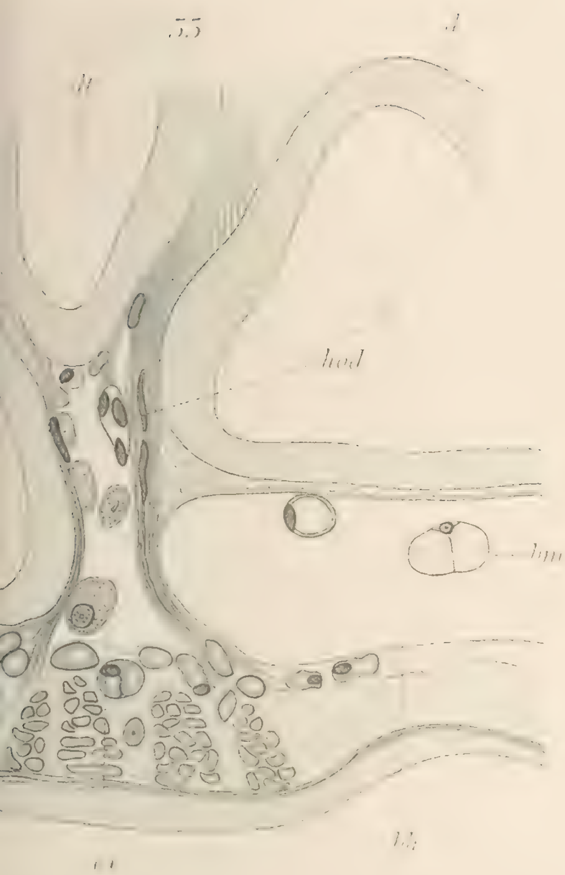

vdf
hod
sh
r
bm
bh

33

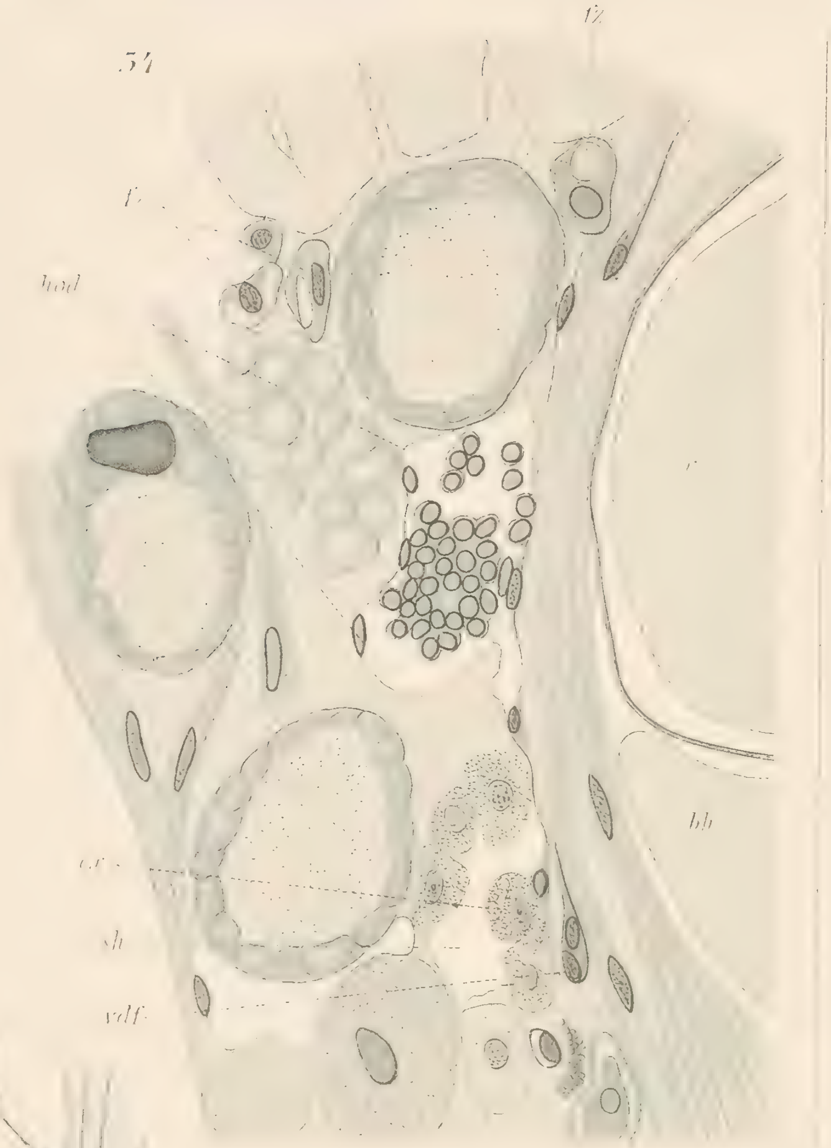




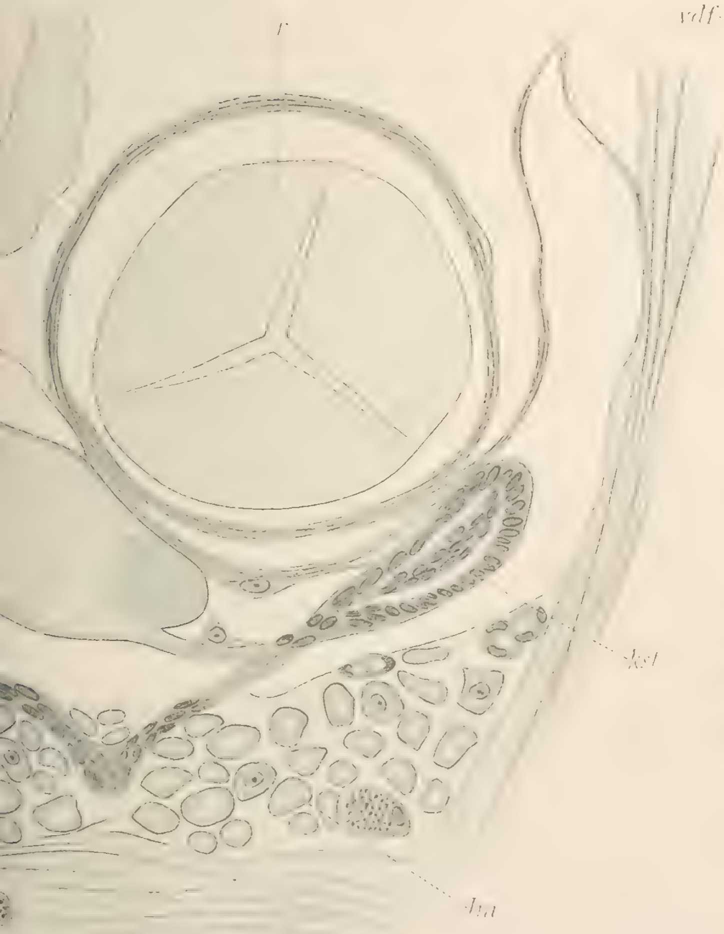
55


d
dt
hod
bm
bk
ci

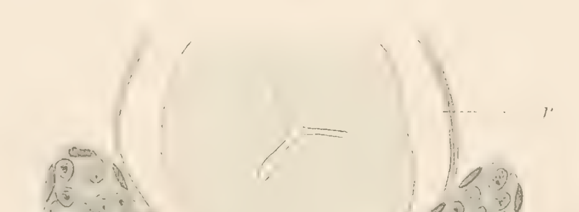
54


fz
f
hod
r
bh
cr
sh
vdf

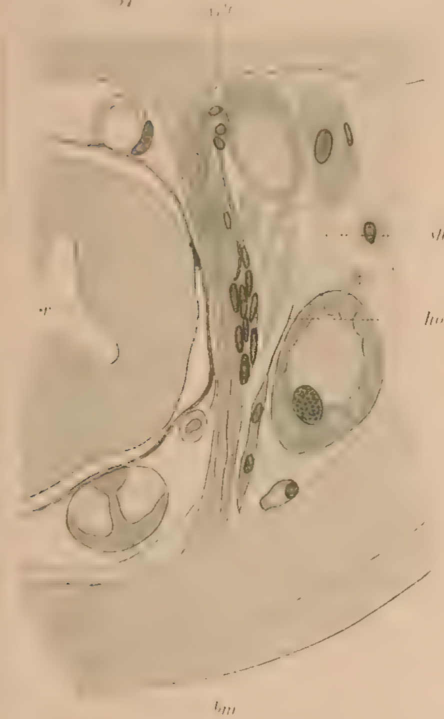
56



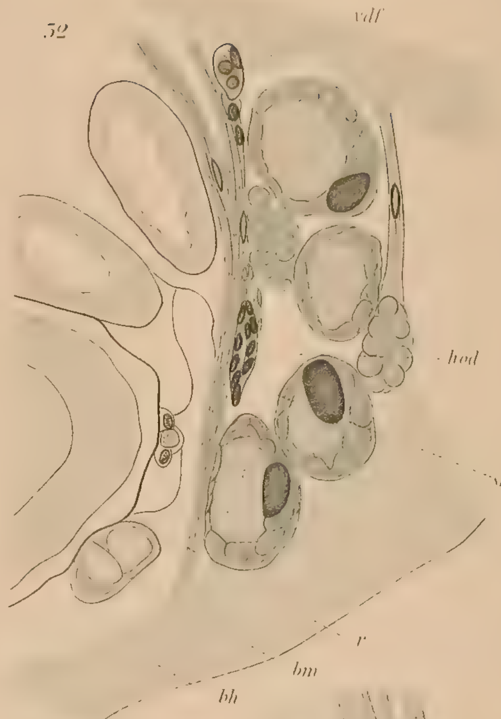
57


r
dgj
bh
bm
lm
rm
p

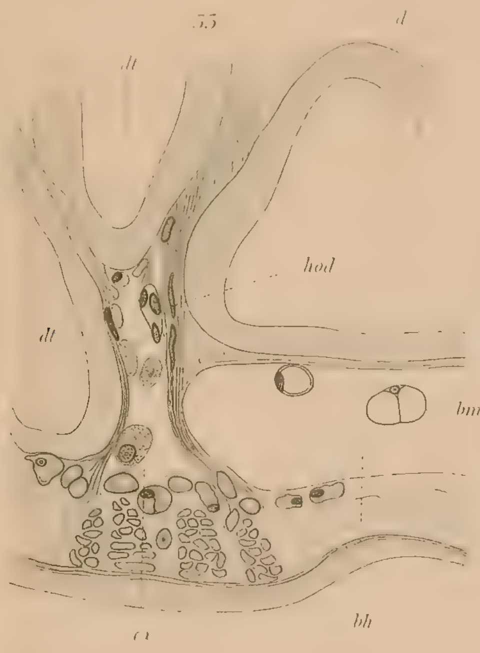
51


vdf
sh
hod
r
bm

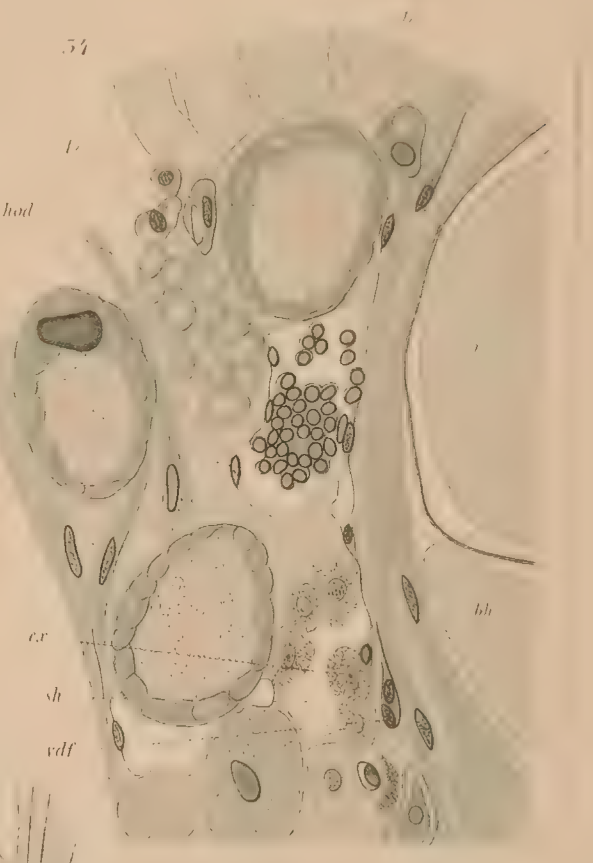
52


vdf
hod
sh
r
bm
bh

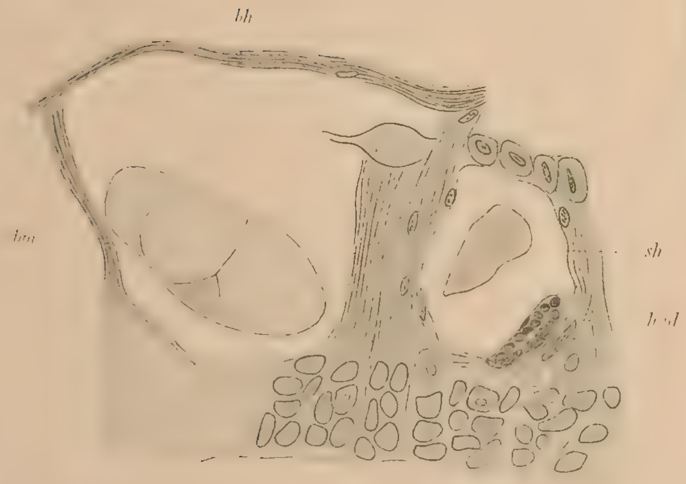
53


dt
d
hod
dt
bm
cx
bh

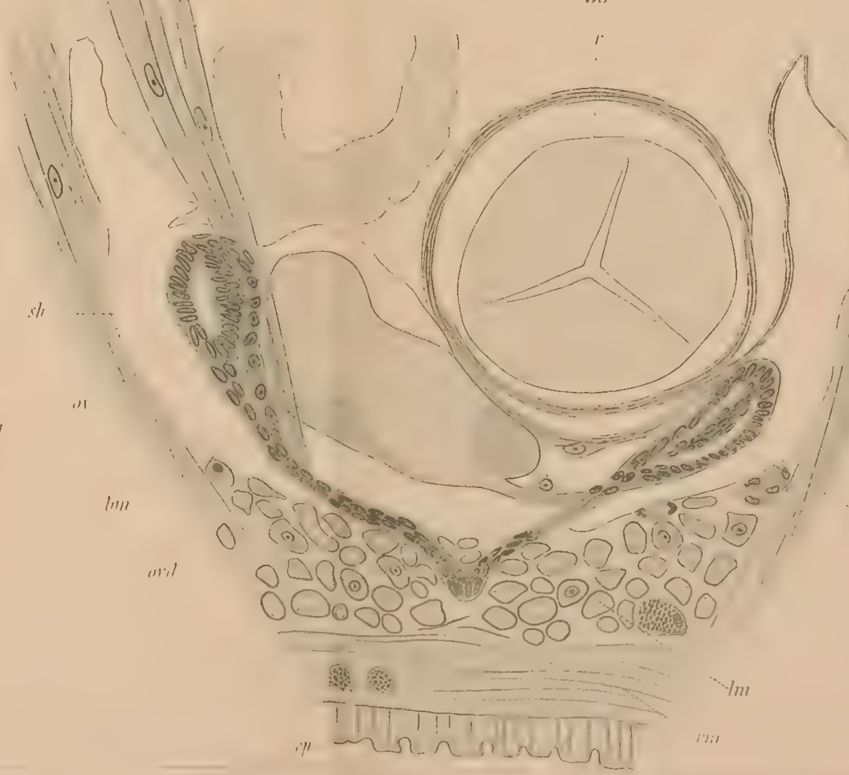
54


l
l
hod
l
cx
sh
vdf
bh

55



56


r
sh
ov
bm
ovd
kst
lm
ep
rm

57

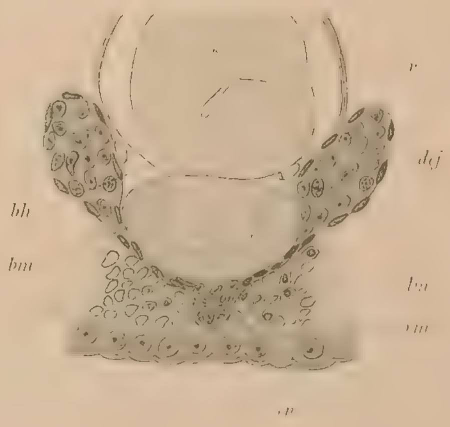

r
dej
bh
bm
bm
rm
ep

Fig 1.

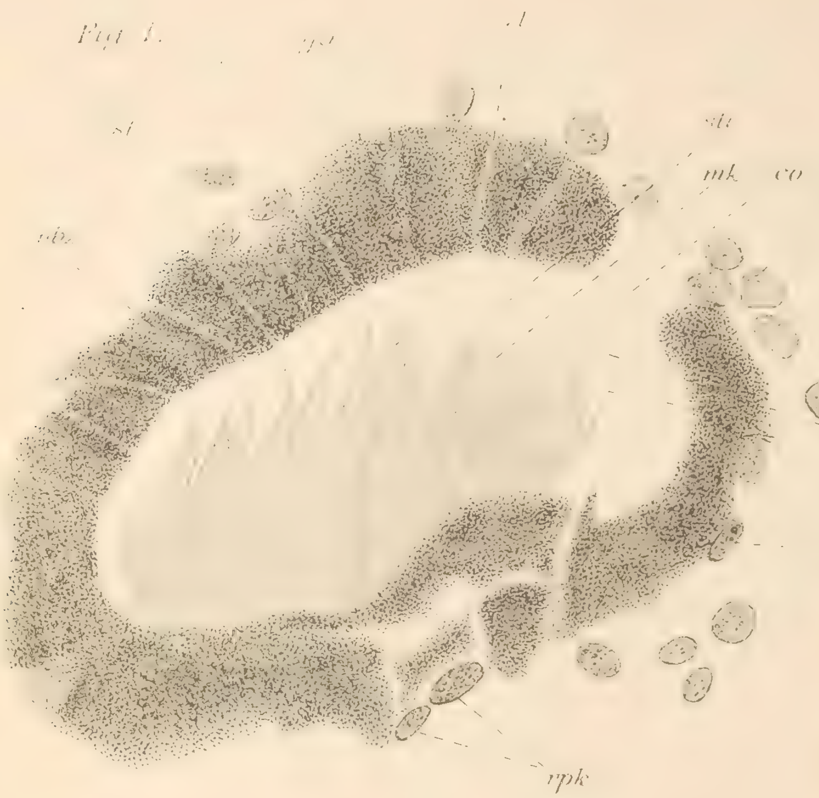

ep
A
st
sti
mk
co
rg
vb
auf
pb
rpk
rpk

Fig 8.

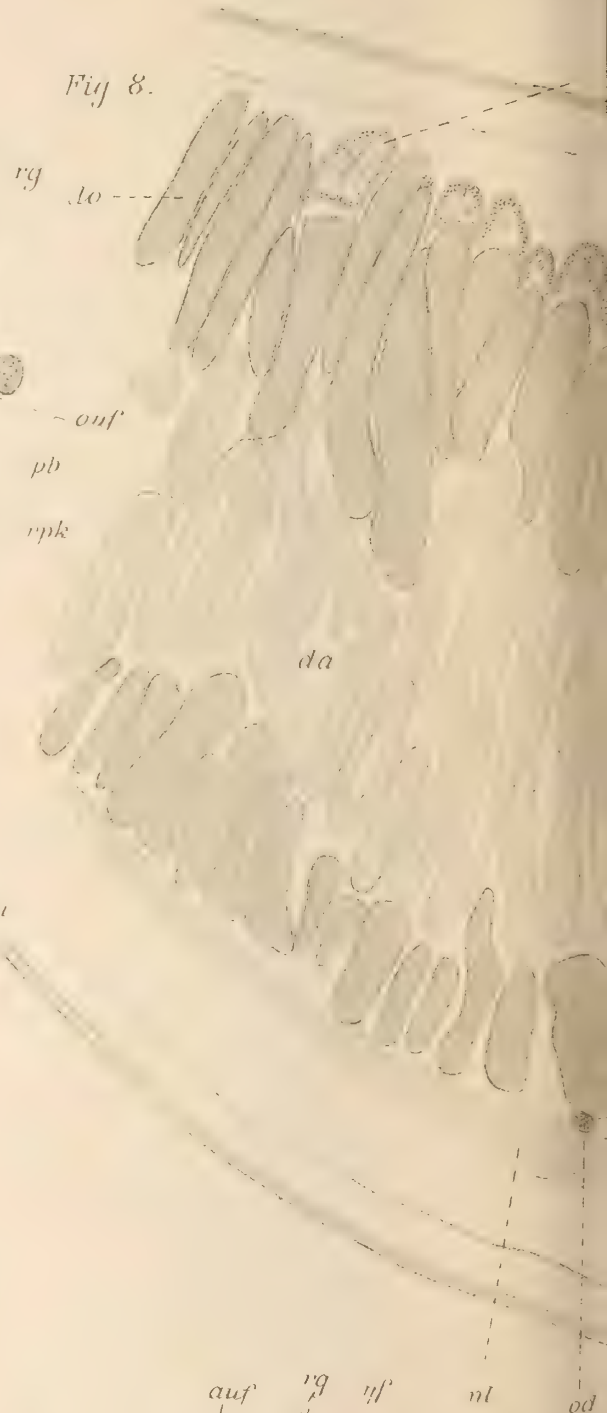

lo
da
npu
nl
od

Fig. 2.

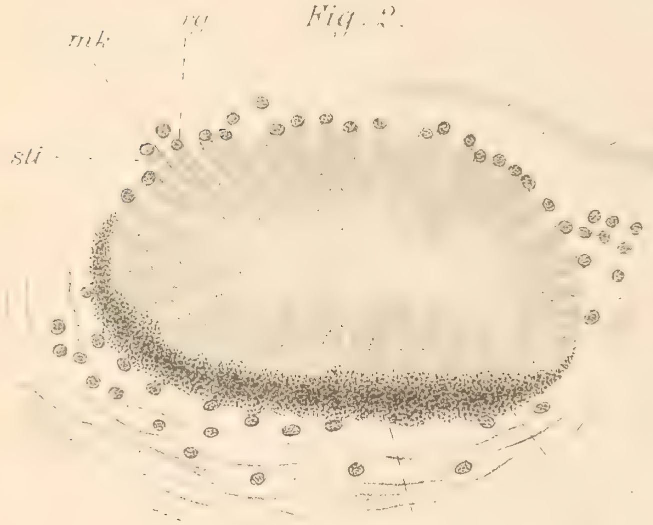

mk
rg
sti
pb
rpk

Fig. 3.

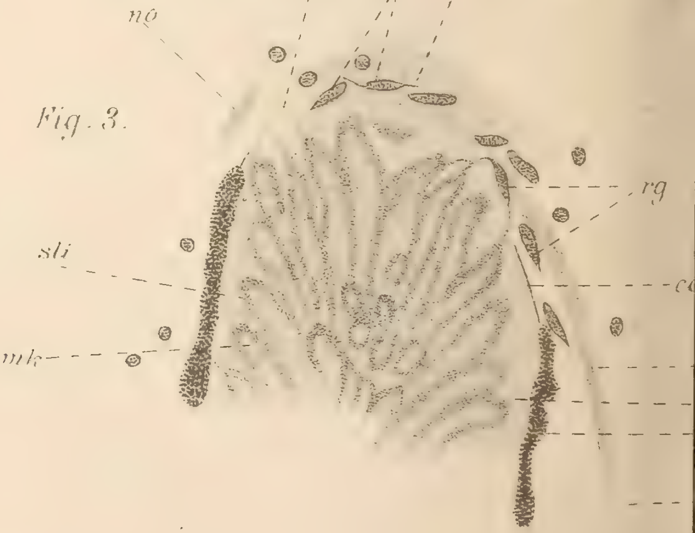

auf
rg
uf
no
rg
sti
co
mk

Fig 6.

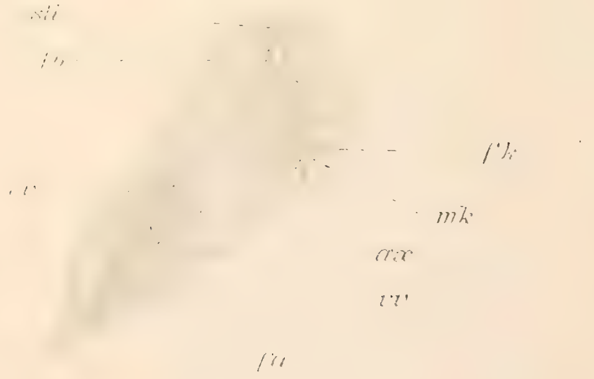

sti
fo
fk
vr
mk
ax
vr
fu

Fig. 9.

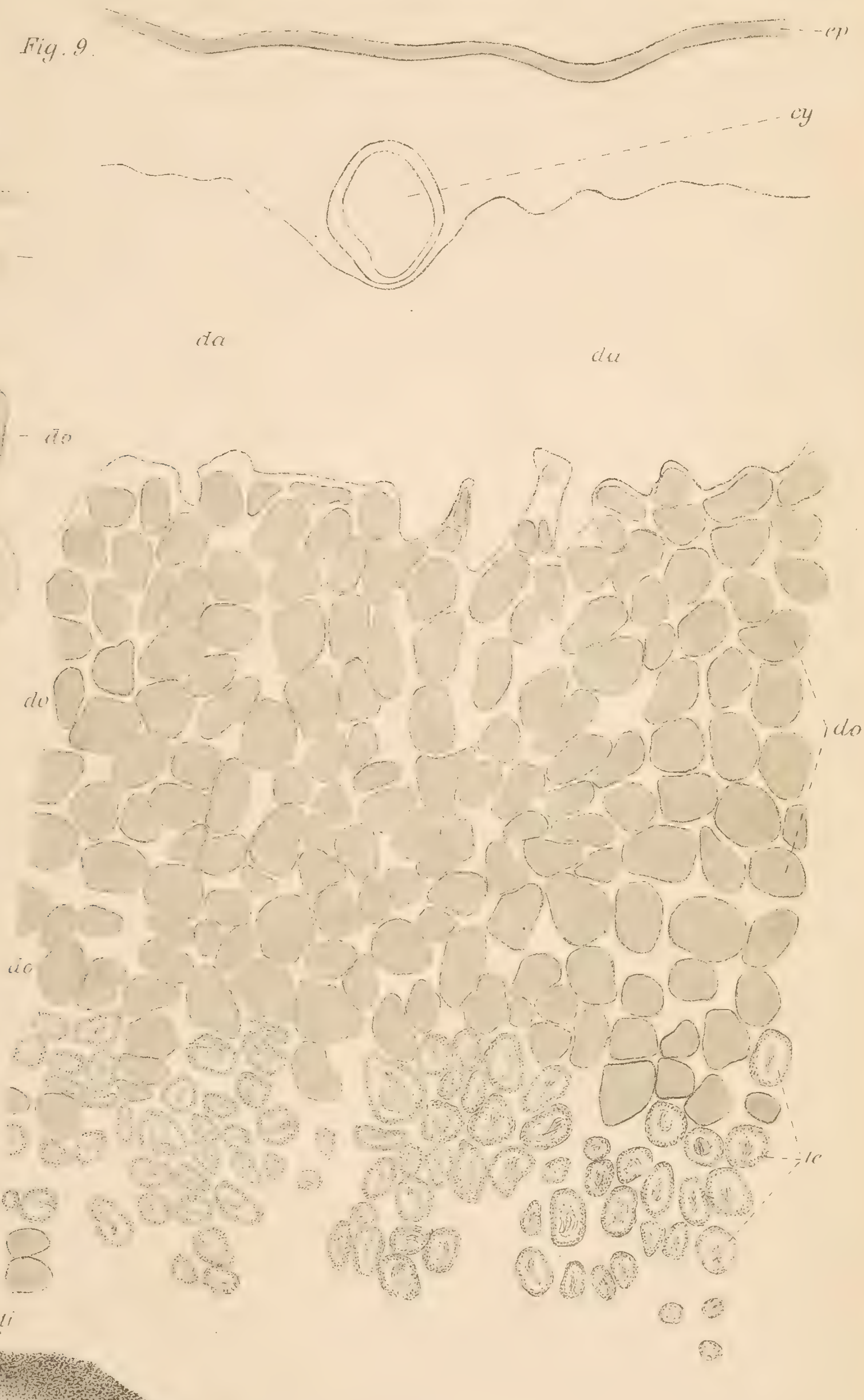

ep
cy
da
da
do
do
do
do
te

Fig. 7.

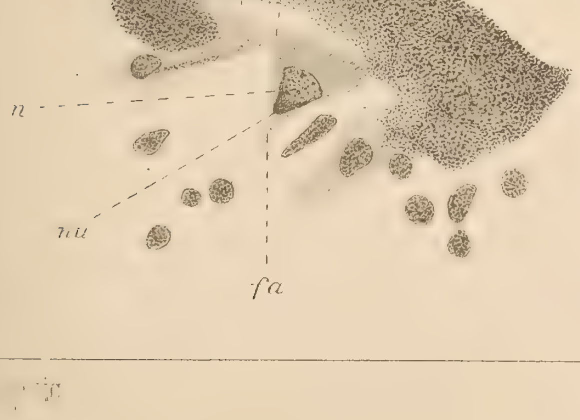

ga
sti
n
nu
fa

Fig. 4.

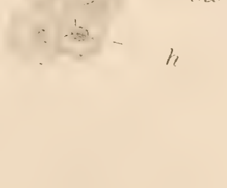

fb
ax
mk
sti
h

Fig. 5.

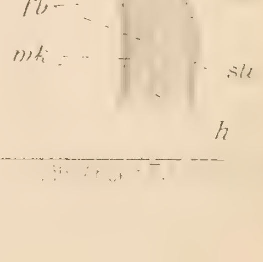

h
ax
fb
mk
sti
h

Fig. 1.

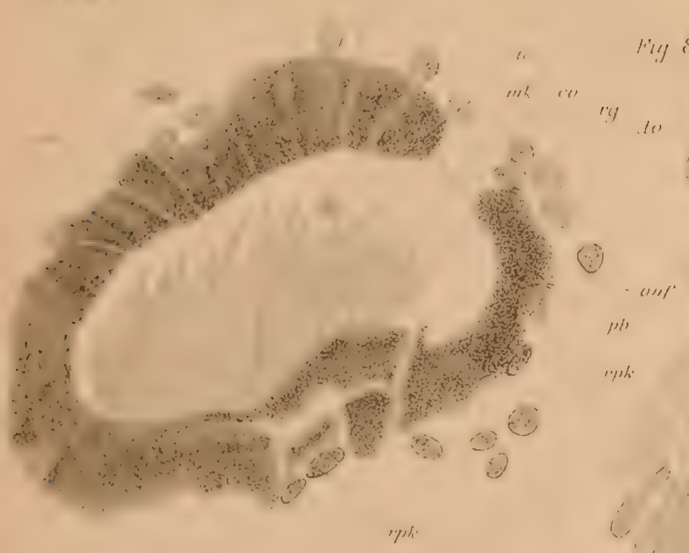

mk
co
rg
auf
pb
epk
epk

Fig. 8.

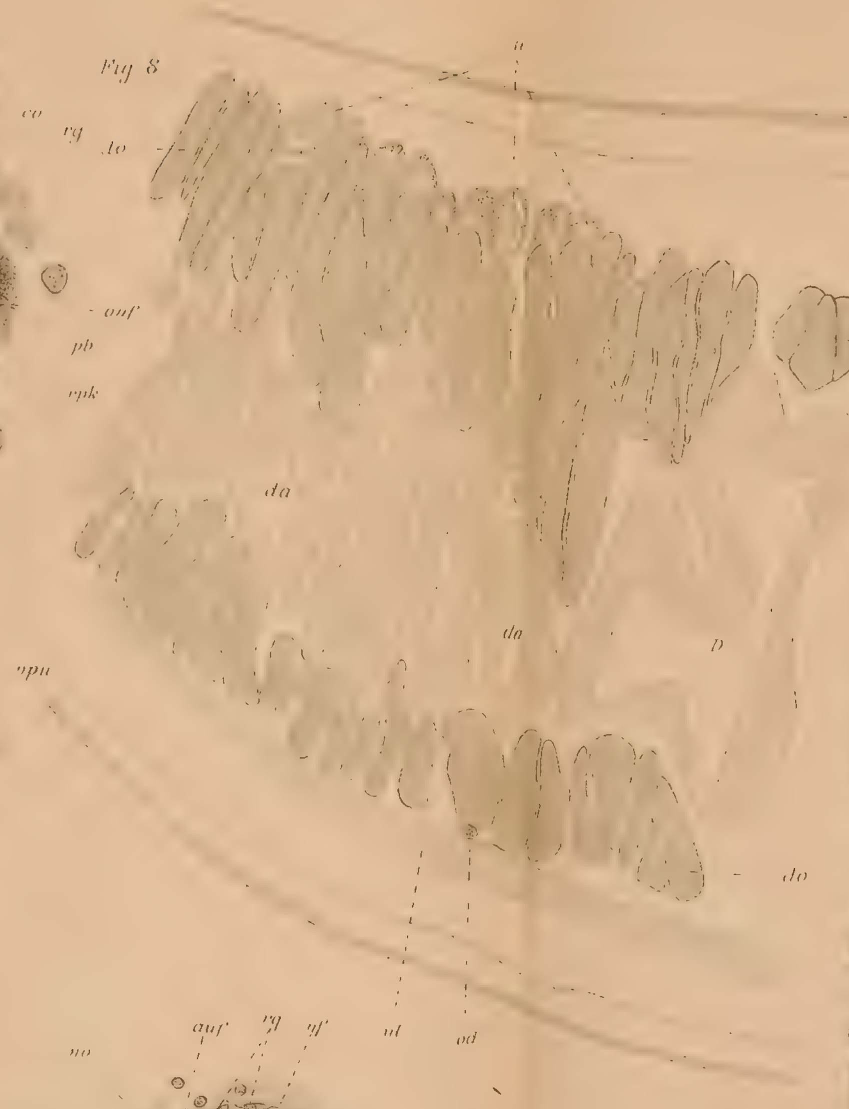

n
do
da
da
D
do
epn
ut
od

Fig. 9.

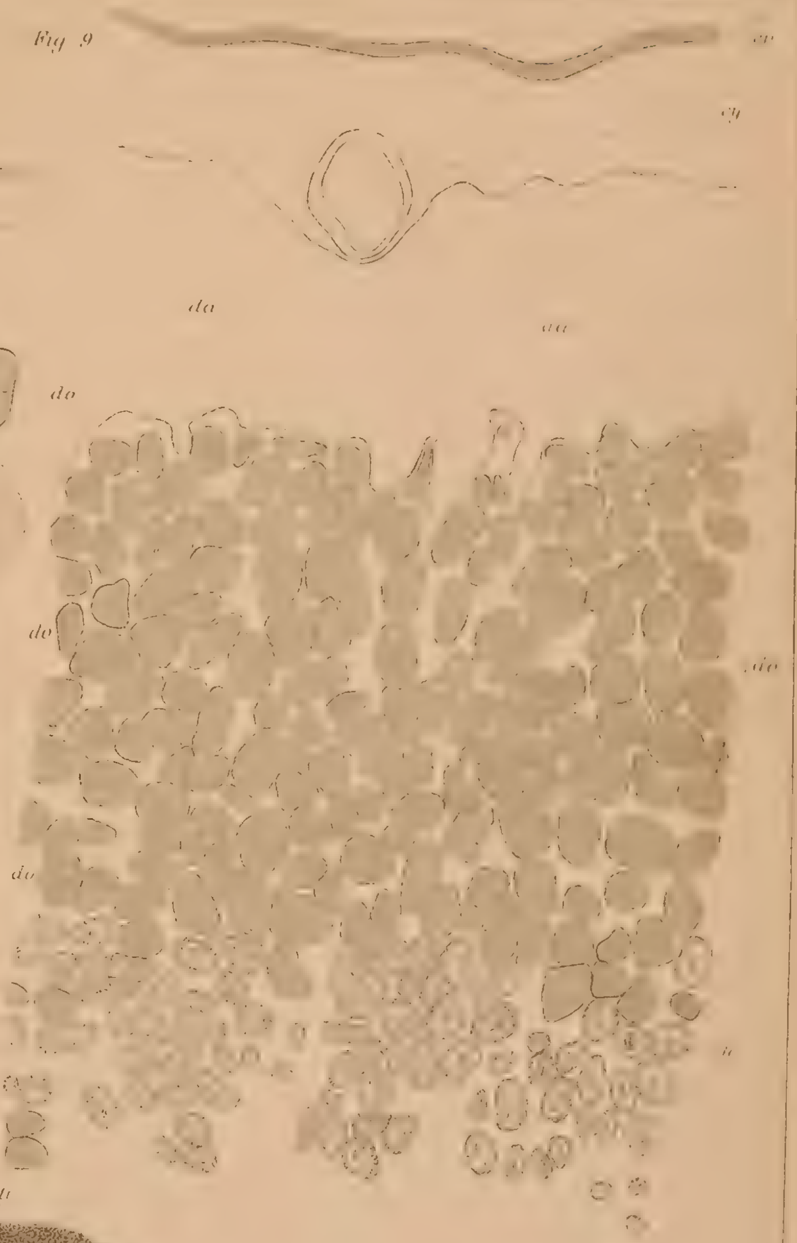

ep
cy
da
da
do
do
do
do
do
n

Fig. 2.

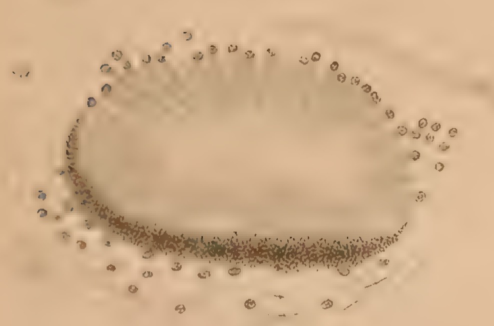


Fig. 6.

Fig. 3.

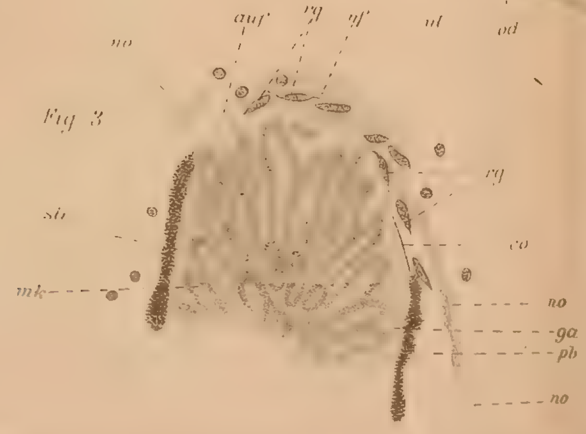

auf
rg
af
rg
sti
co
mk
no
ga
pb
no

Fig. 7.

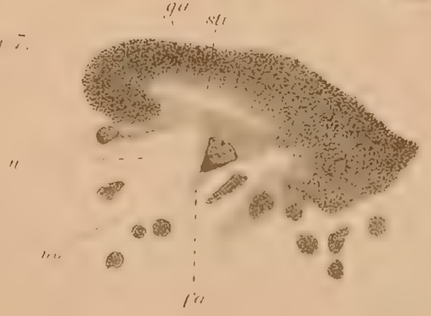


Fig. 4.

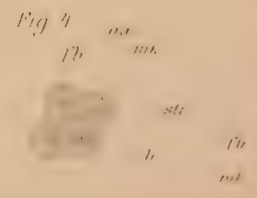
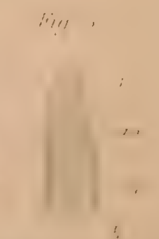
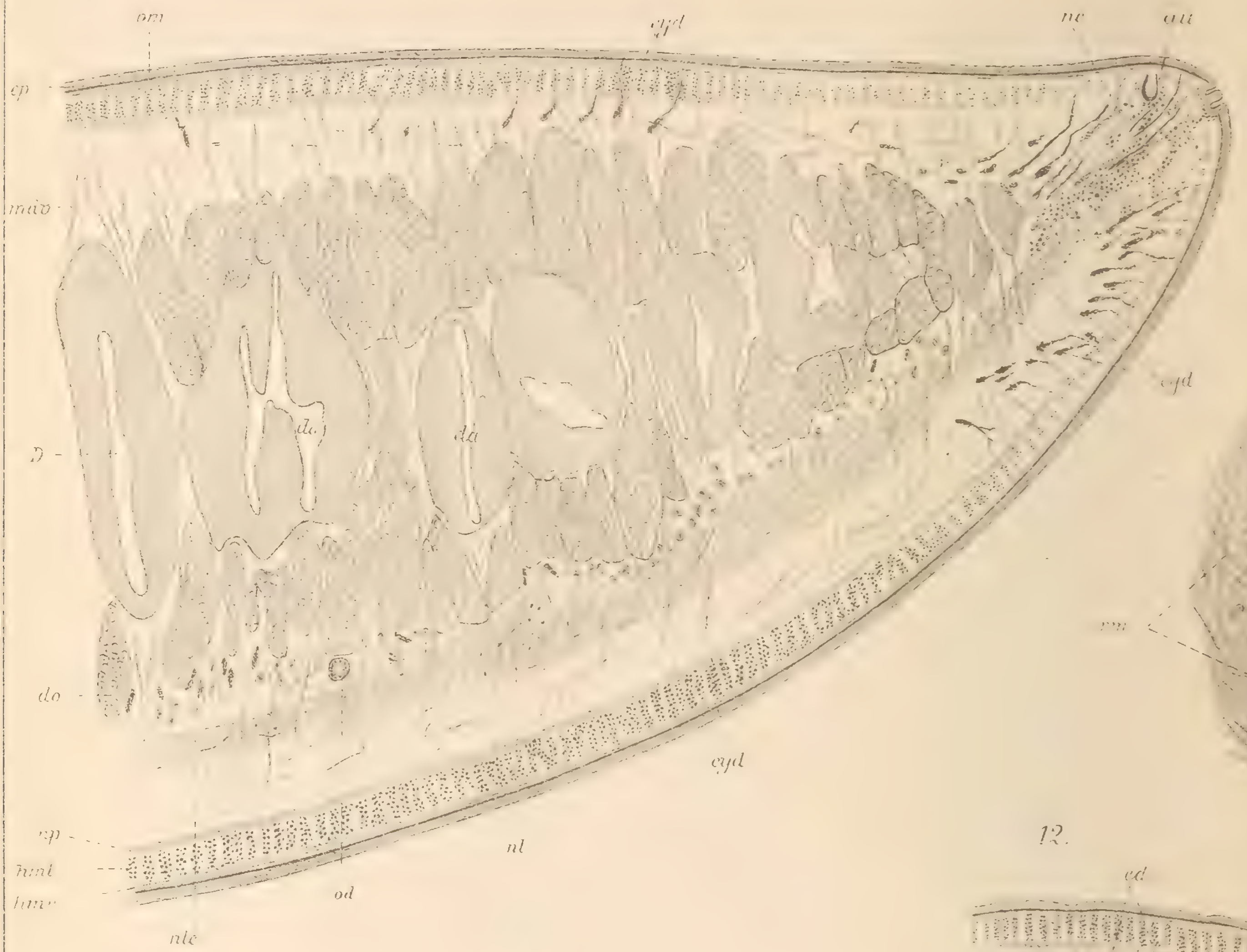

fb
ma
sti
fb
md

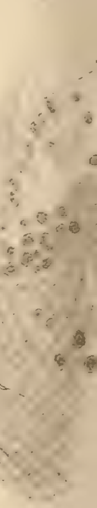
Fig. 5.



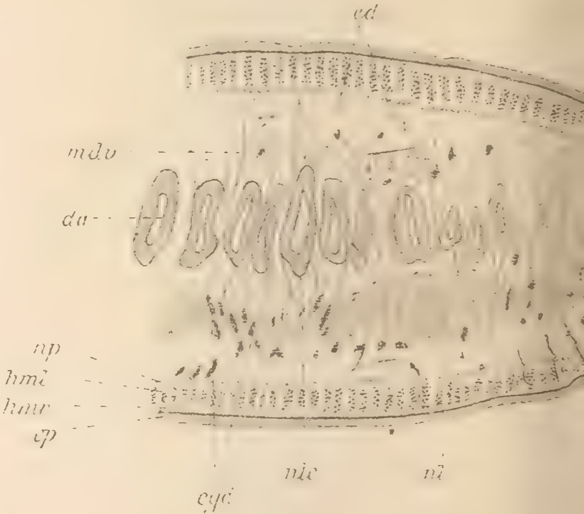
10.


om
cyd
nc
au
gr
nc
cp
mdv
da
D
da
do
cyd
cp
hml
hmr
nl
od
nlc
cyd

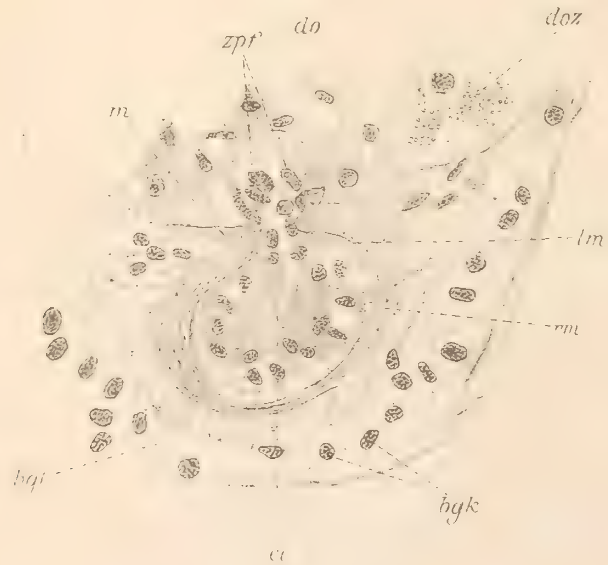
15.



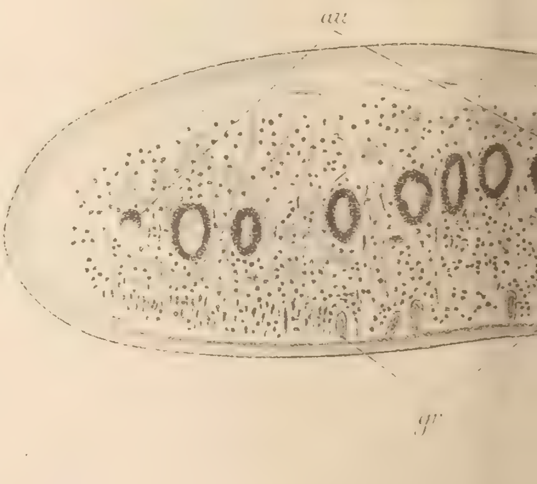
12.


ed
mdv
da
np
hml
hmr
cp
nlc
nl
cyd

11.

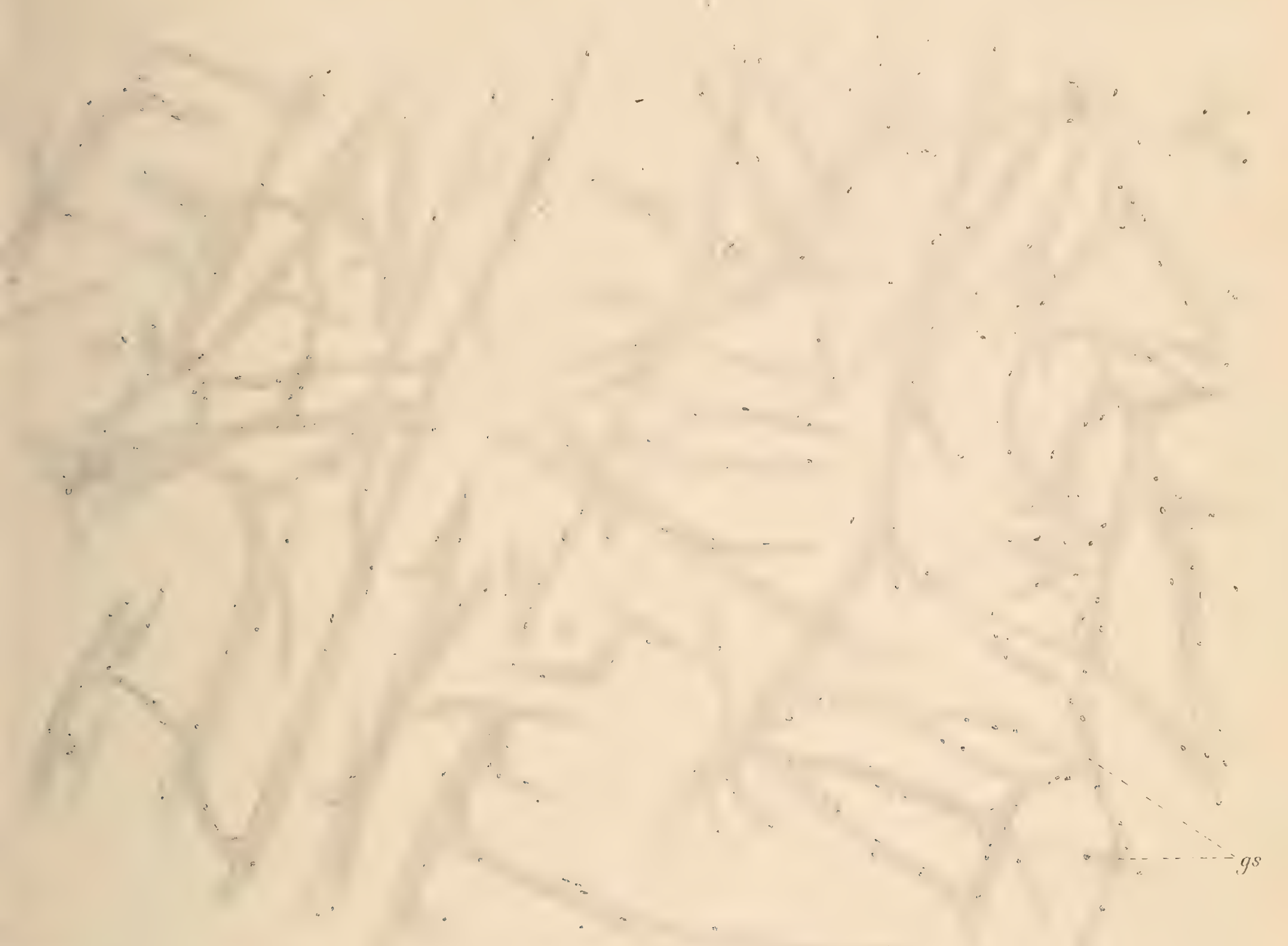

zpf
do
doz
m
lm
rm
hgi
hgk
ei

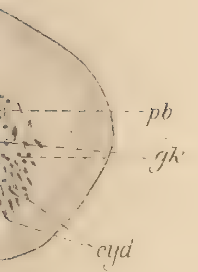
13.



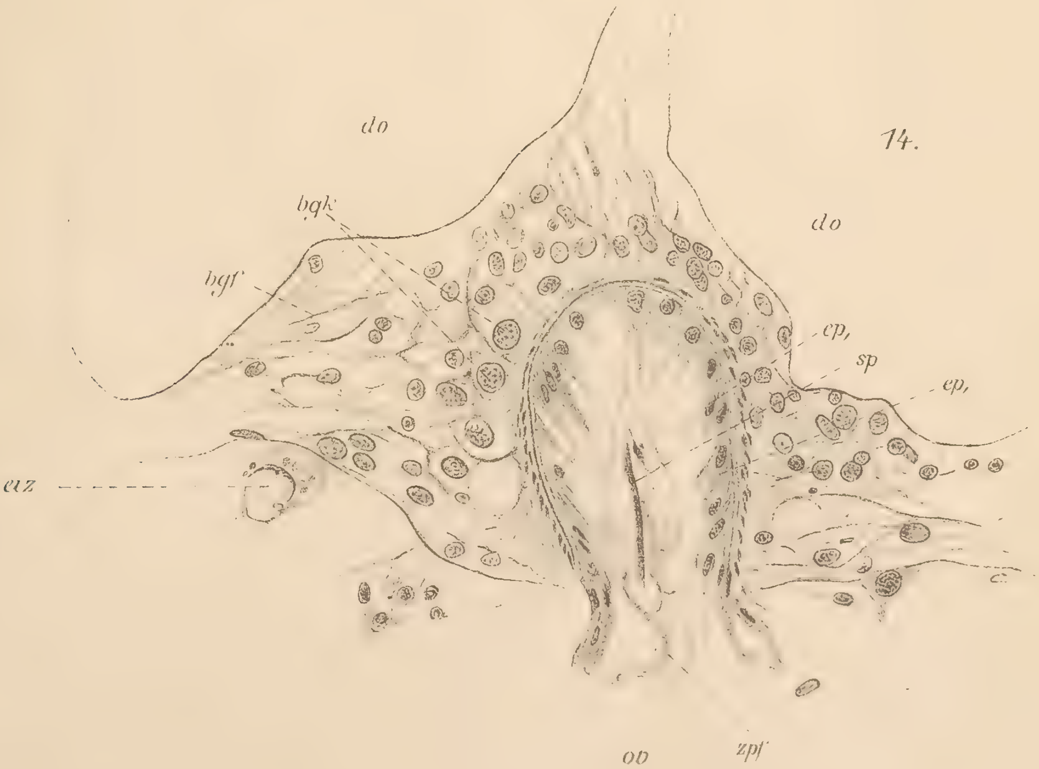
Wilhelm

16.





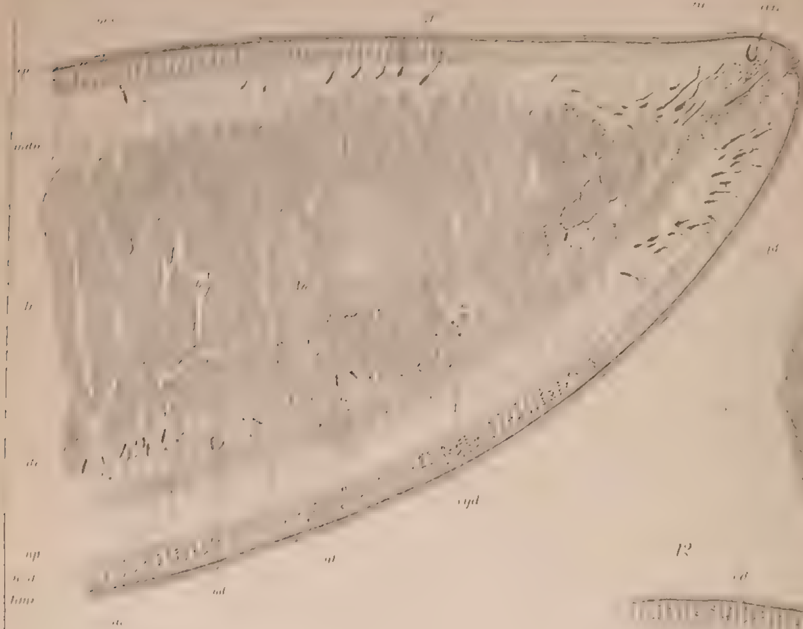
14.


do
do
bgk
bgf
ep,
sp
ep,
az
ov
zpf

ann c.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

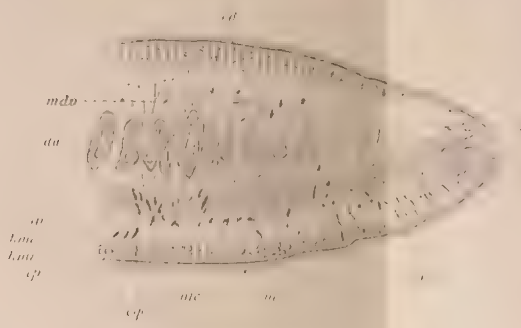
10



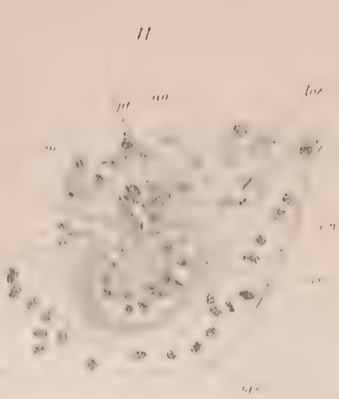
15

16

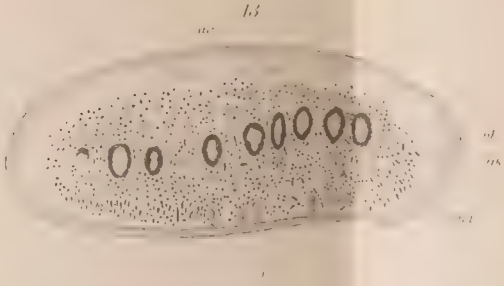
12



11



13



14

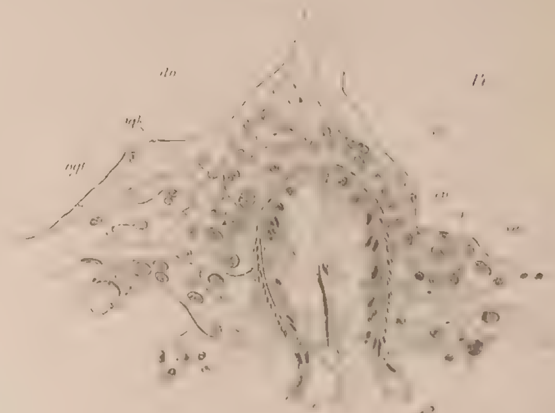


Fig. 1.

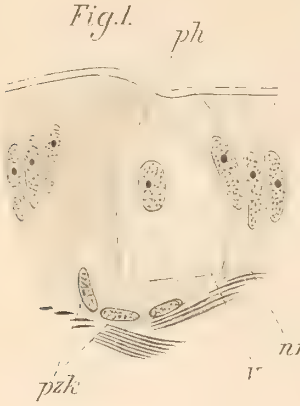


Fig. 2.

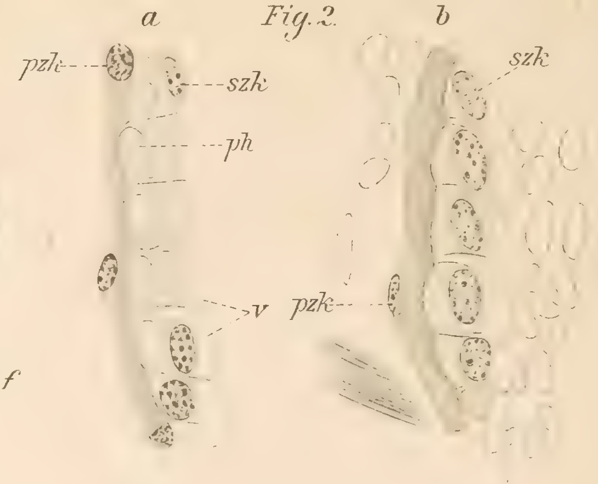

a
b
pzk
szk
ph
v
pzk
szk
v

Fig. 6.

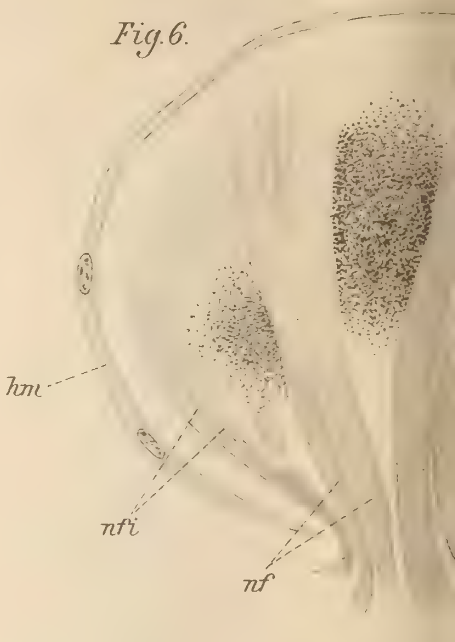


Fig. 3.

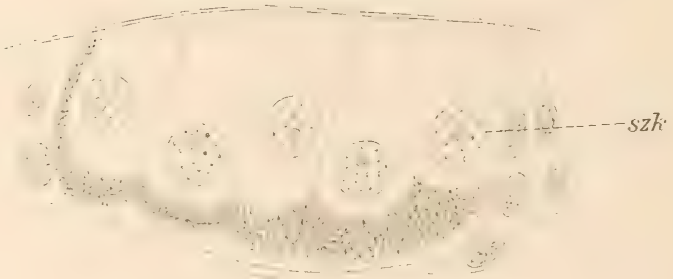


Fig. 7.

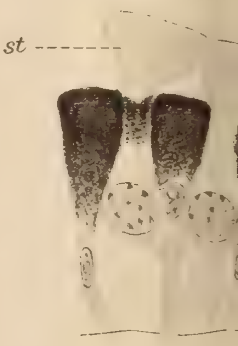


Fig. 4a

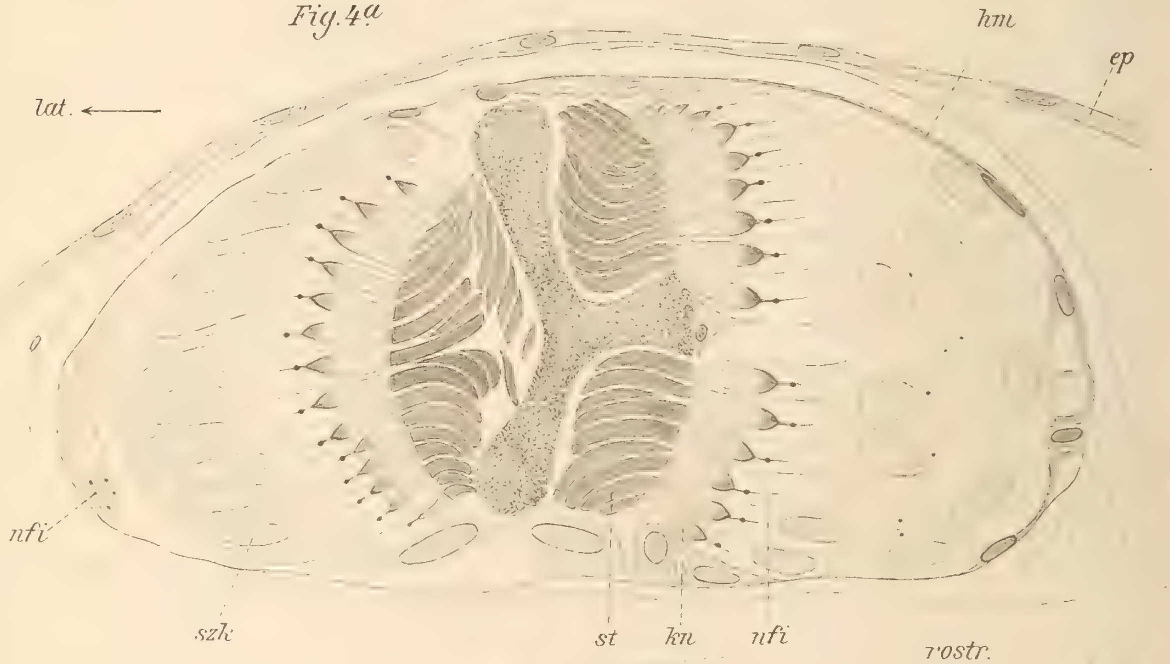

lat.
hm
ep
nfi
szk
st
kn
nfi

Fig. 4b

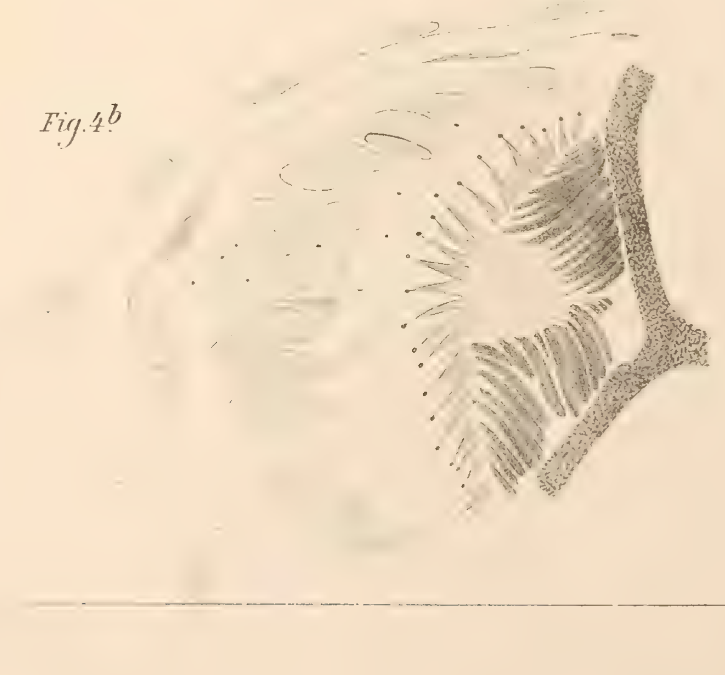


Fig. 5.

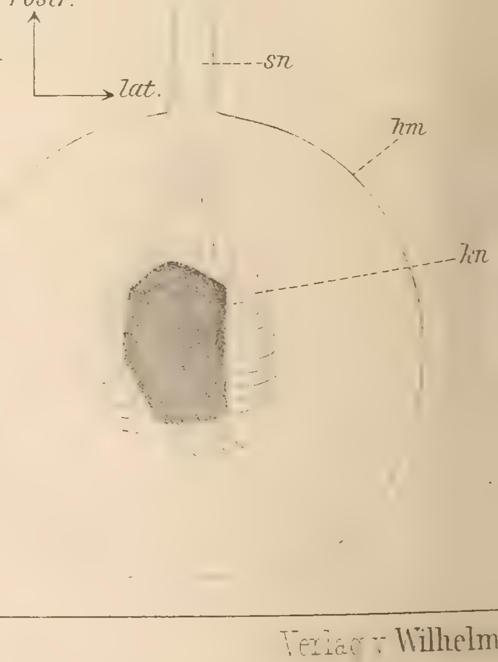

rostr.
lat.
sn
hm
kn

Fig. 8.

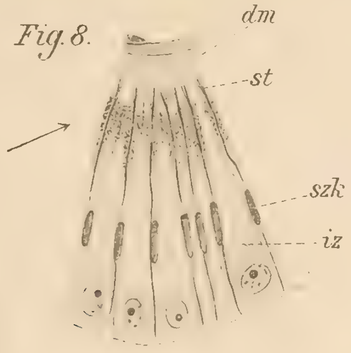


Fig. 10.

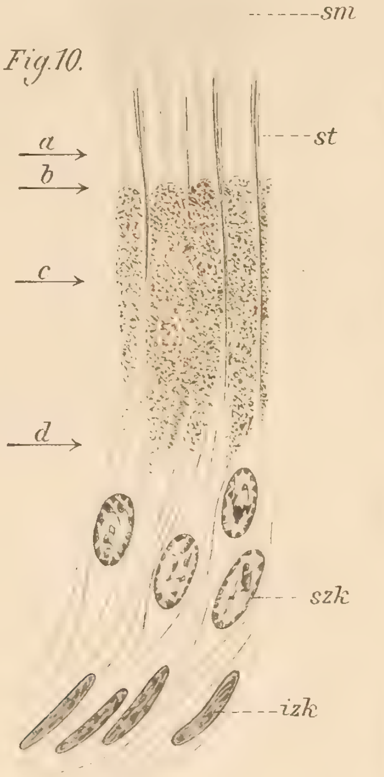

sm
a
b
st
c
d
szk
izk

Fig. 11.

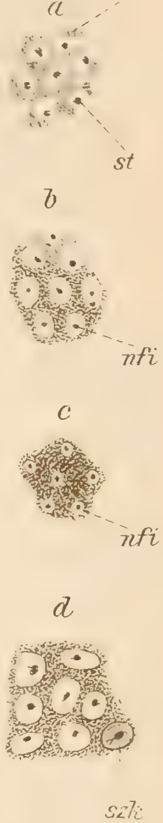

a
sm
st
b
nfi
c
nfi
d
szk

Fig. 9.

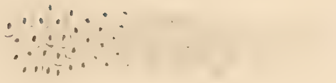


Fig. 12.

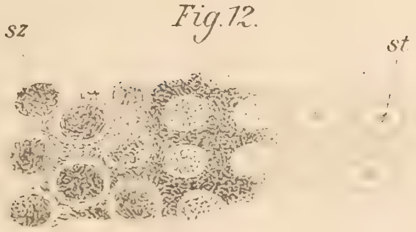


Fig. 13.

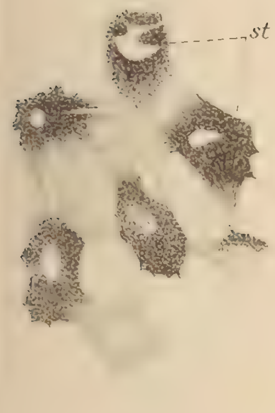


Fig. 16.

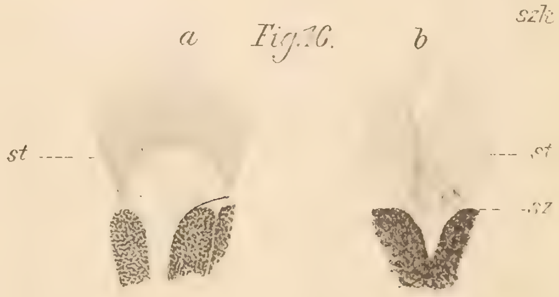


Fig. 17.

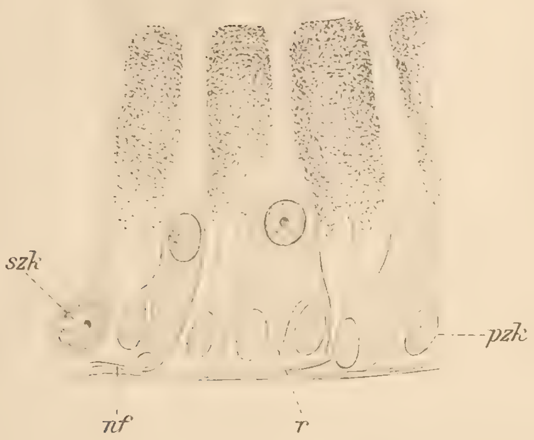
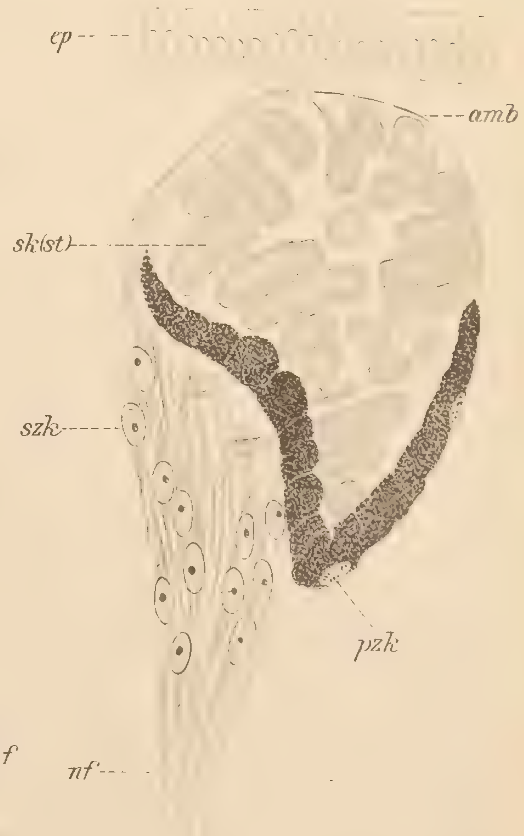


Fig. 18.


ep
amb
sk(st)
szk
pzk
nf

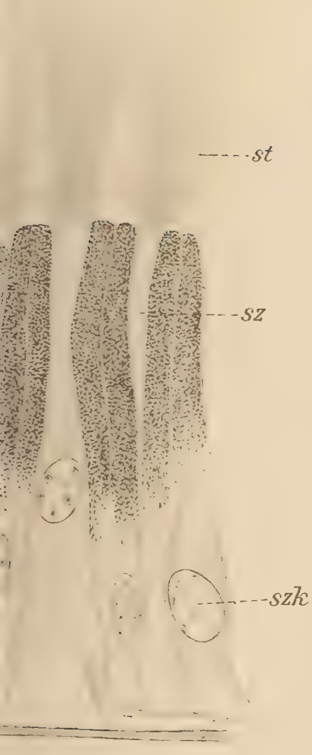


Fig. 15.

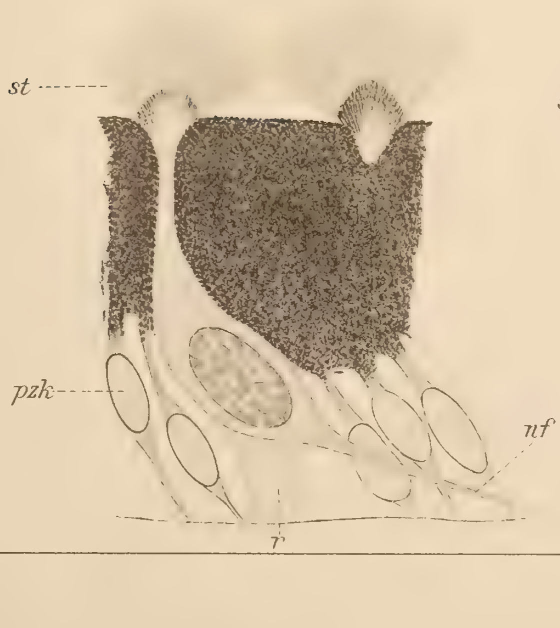


Fig 1

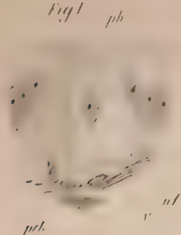


Fig 2

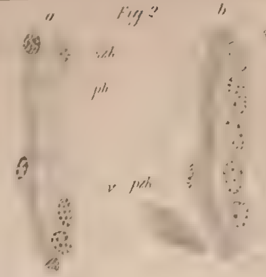

a
b
pzh
szh
ph
v
pzh

Fig 6

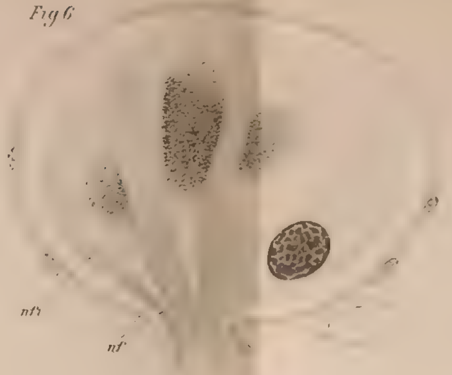
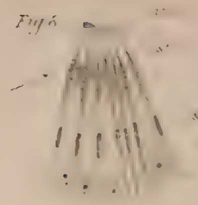


Fig 8



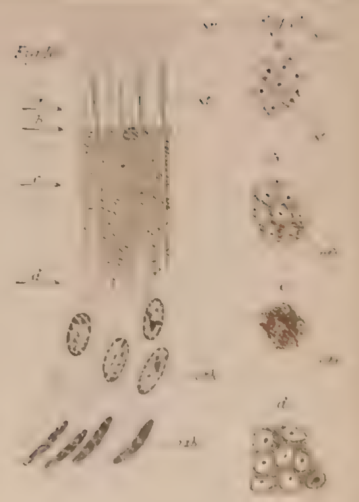


Fig 3

Fig 9

Fig 12

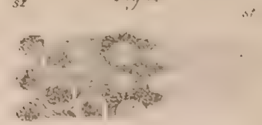


Fig 7

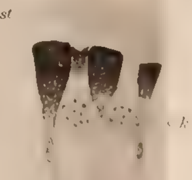


Fig 13

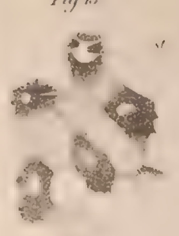
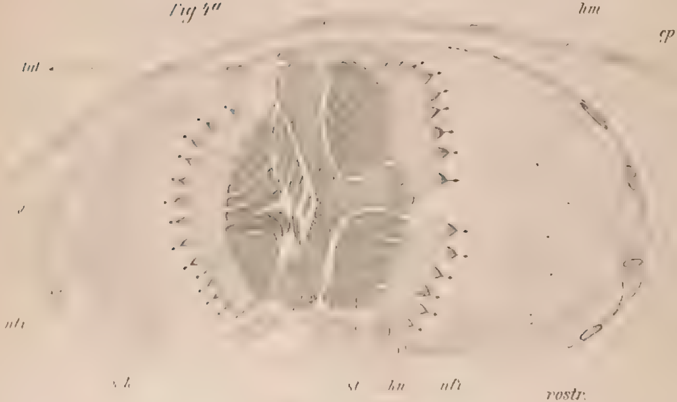


Fig 4a


hm
tnt
v
nfr
szk
st
hm
nfr

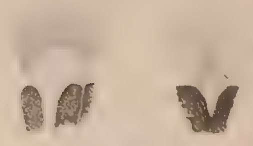
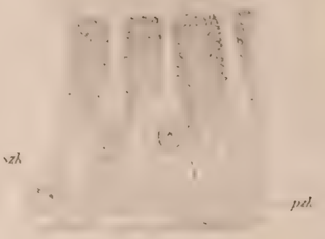


Fig 17



rostr.
lat.
sn

Fig 11

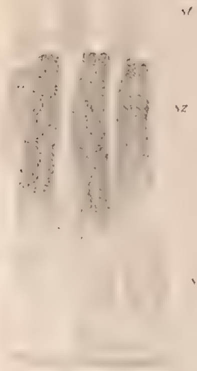


Fig 19

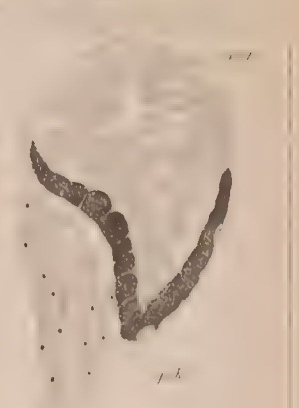

ep
sk(st)
szk
pzk

Fig 4b

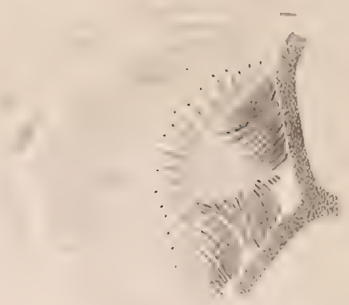


Fig. 5

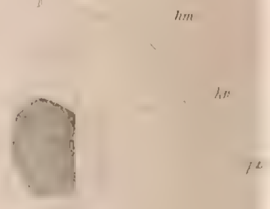
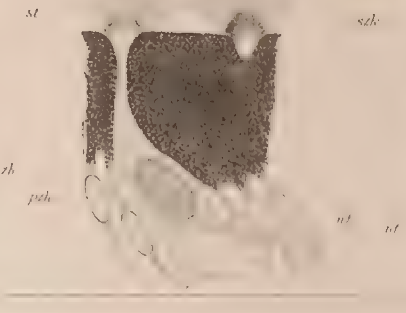
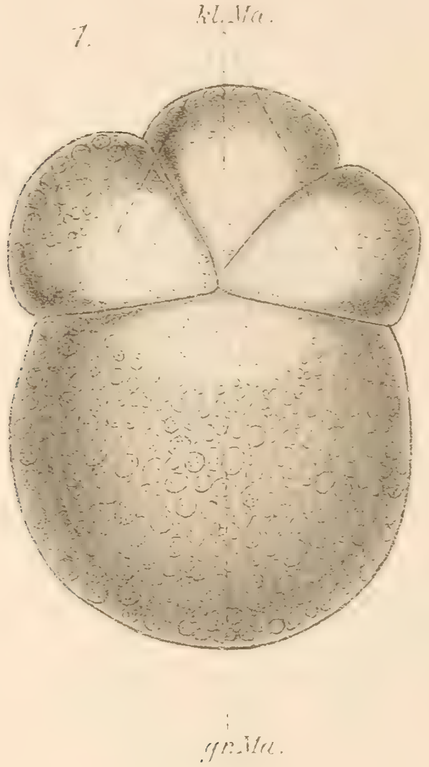


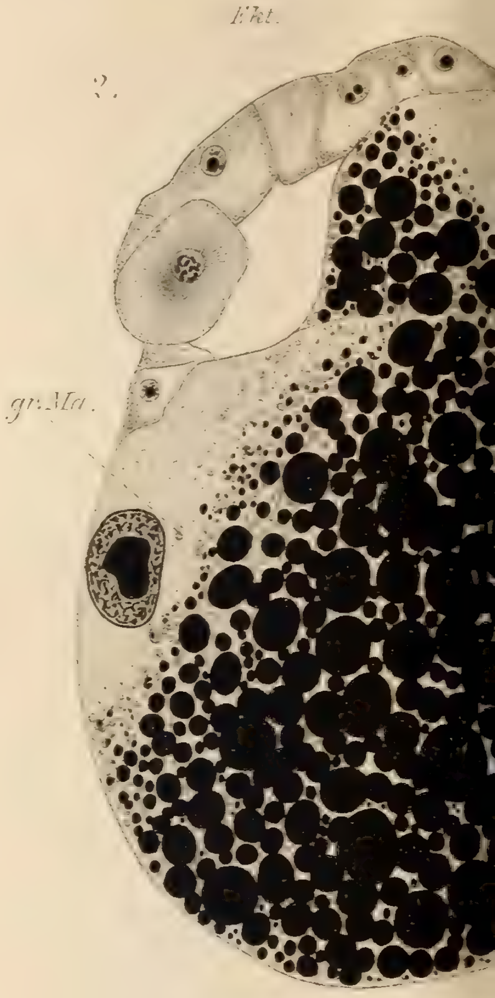
Fig 15


st
szk
pzk
nf
nf

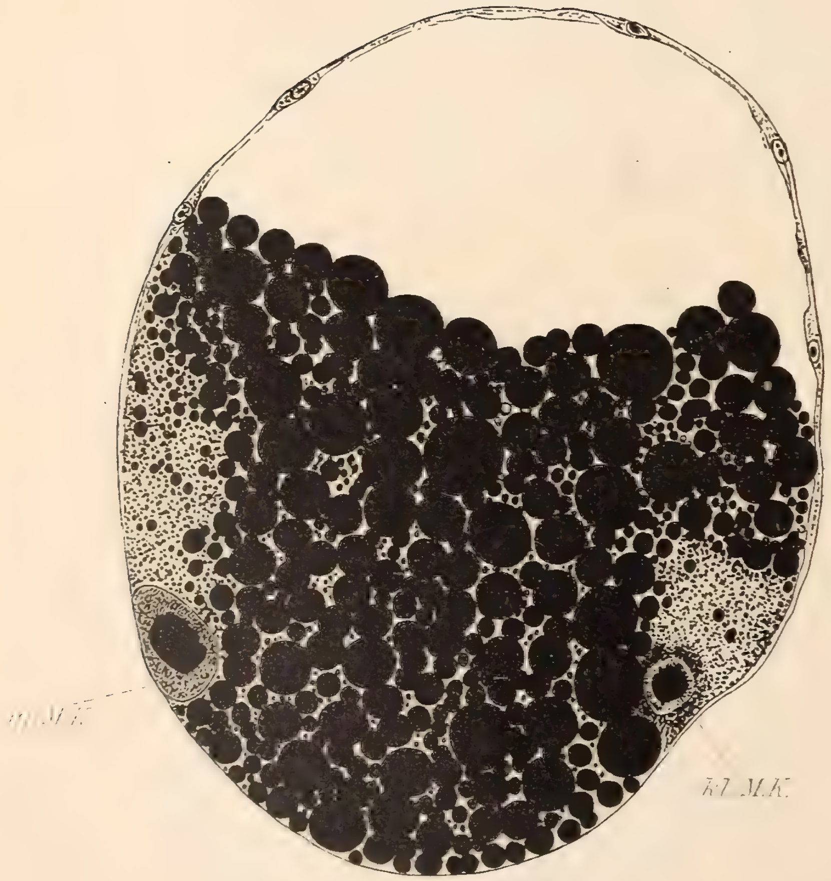
1.



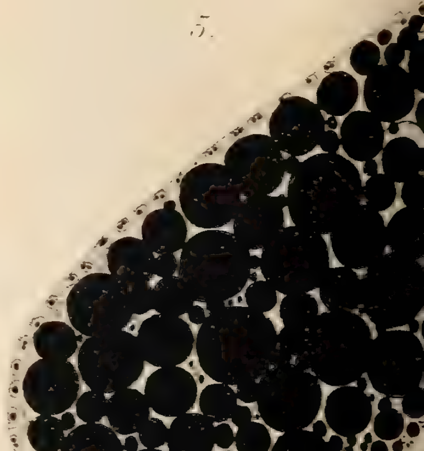
2.



4.

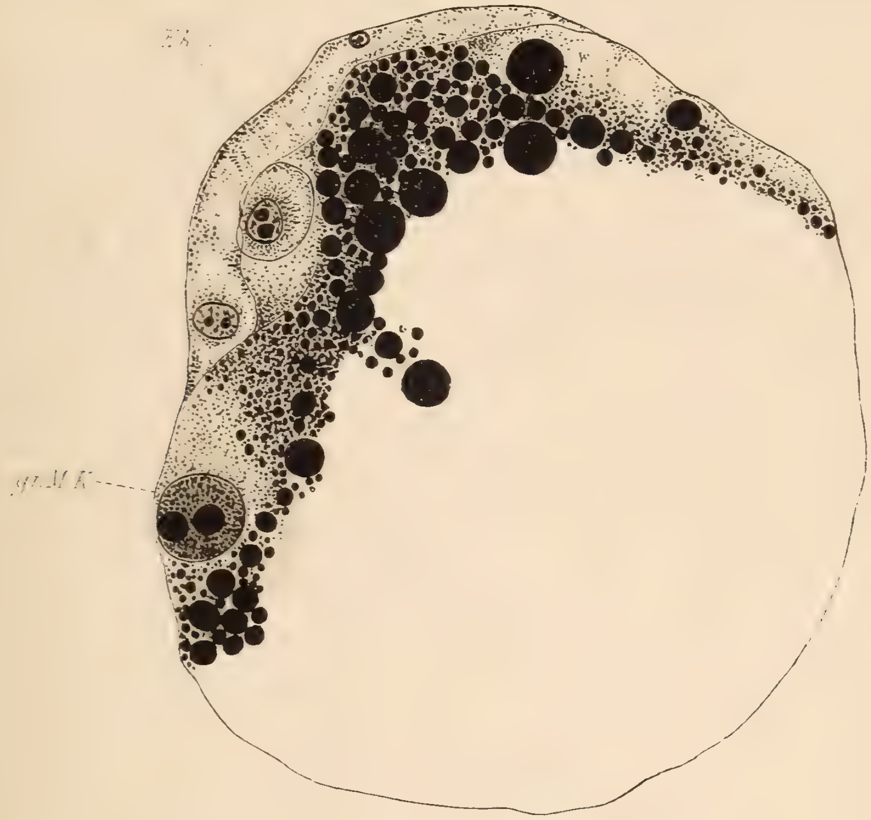


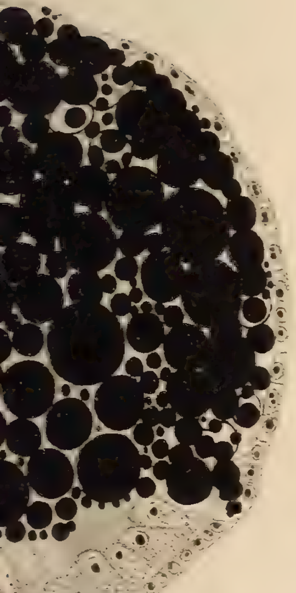
5.



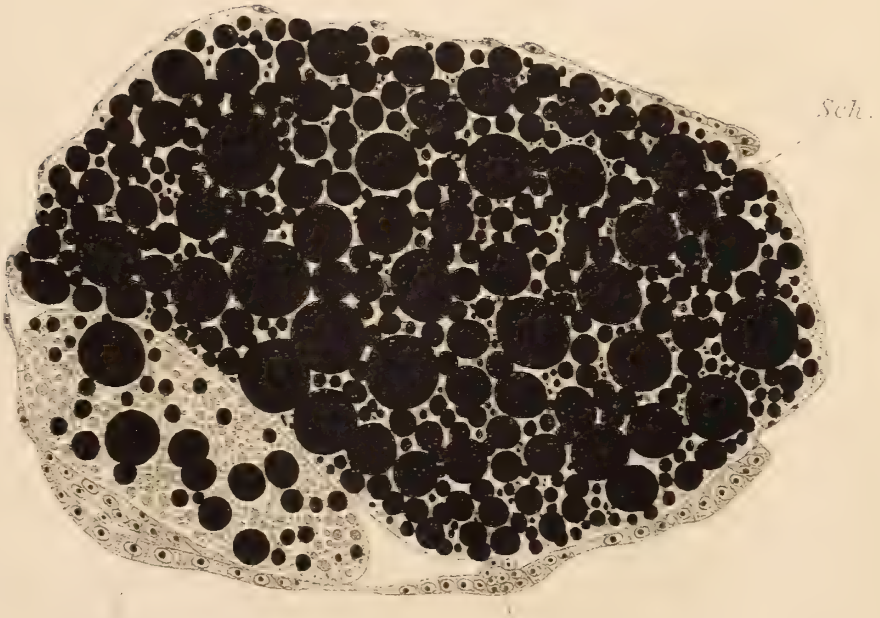
Wilhelm

3.

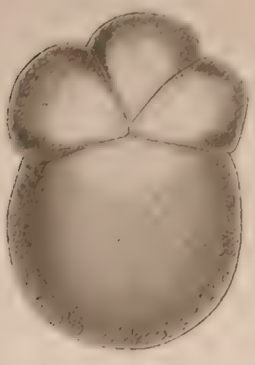




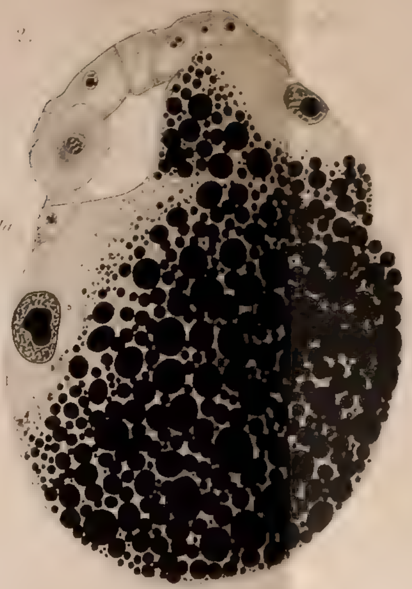
6.

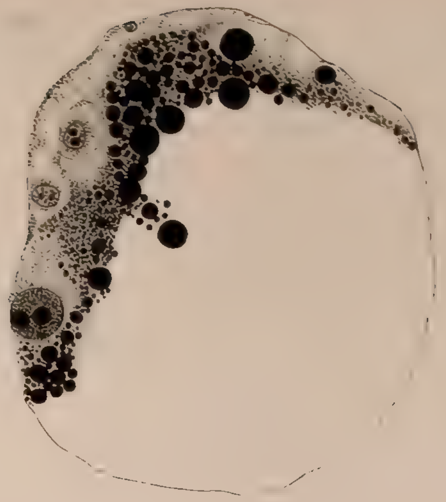


1

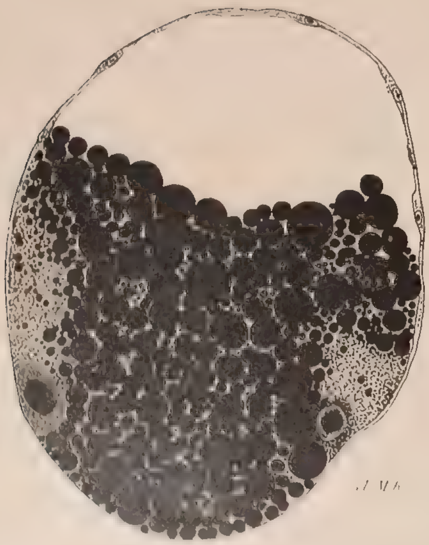


2.

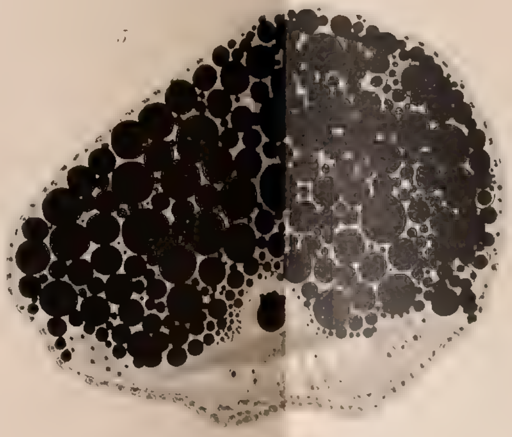




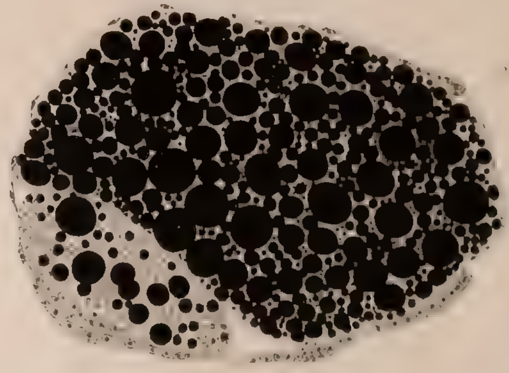
4



5

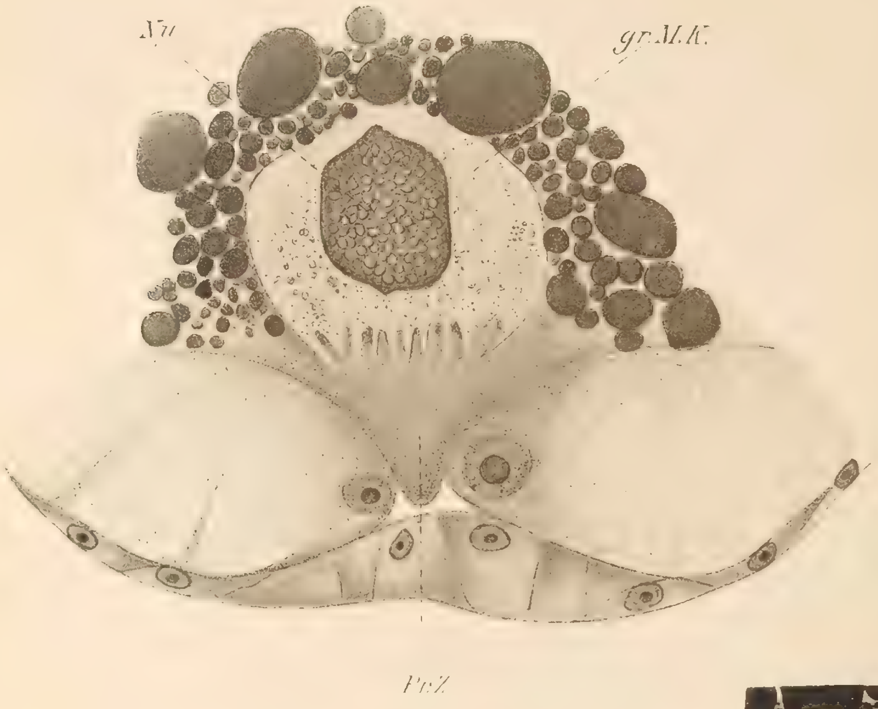


6

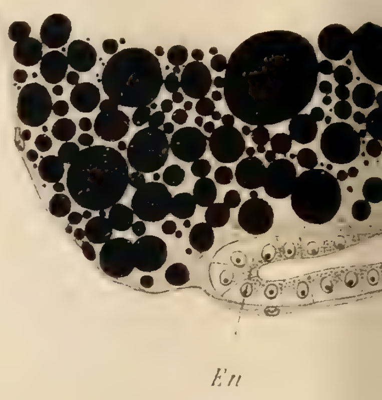


Wilhelm Eng

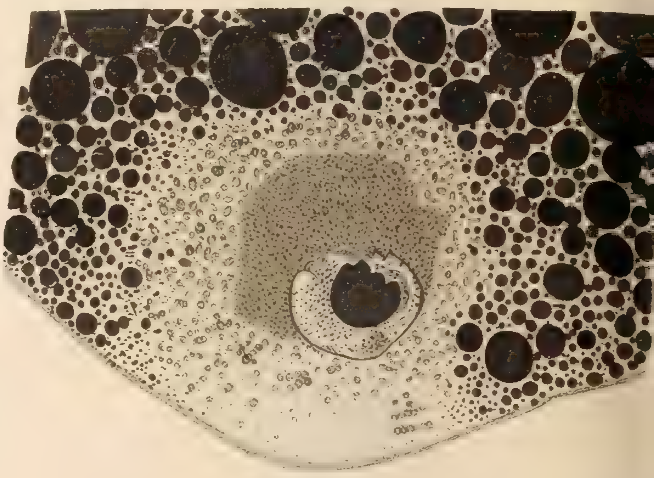
7.



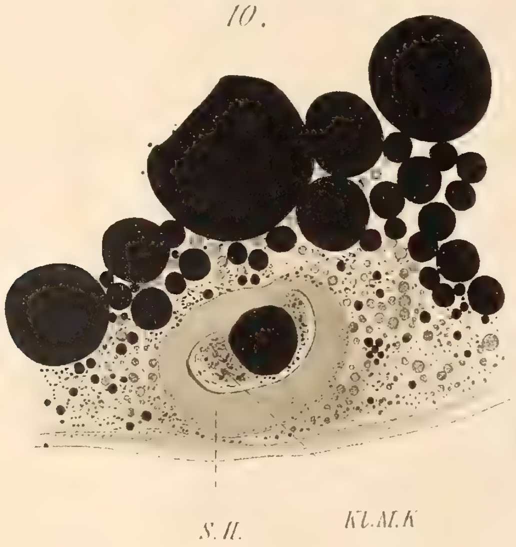
8.



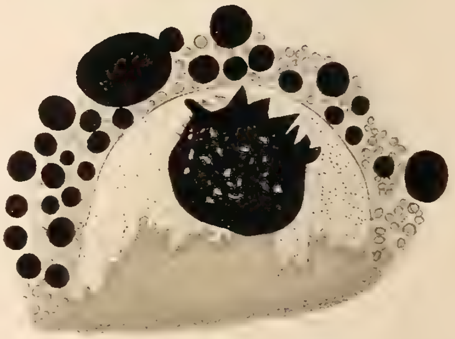
11.



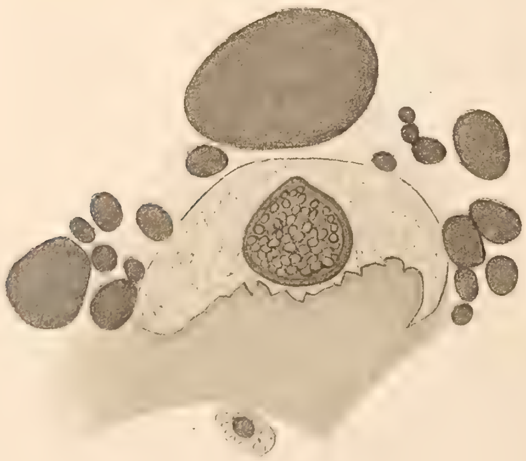
10.



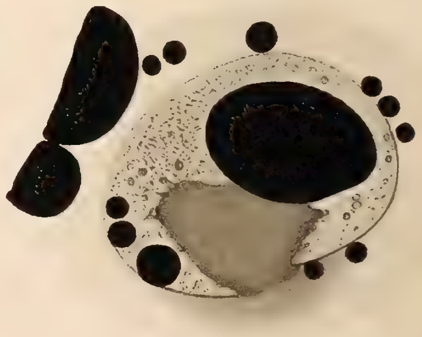
15.

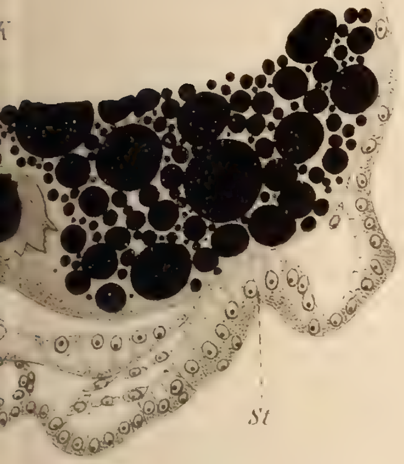


14.

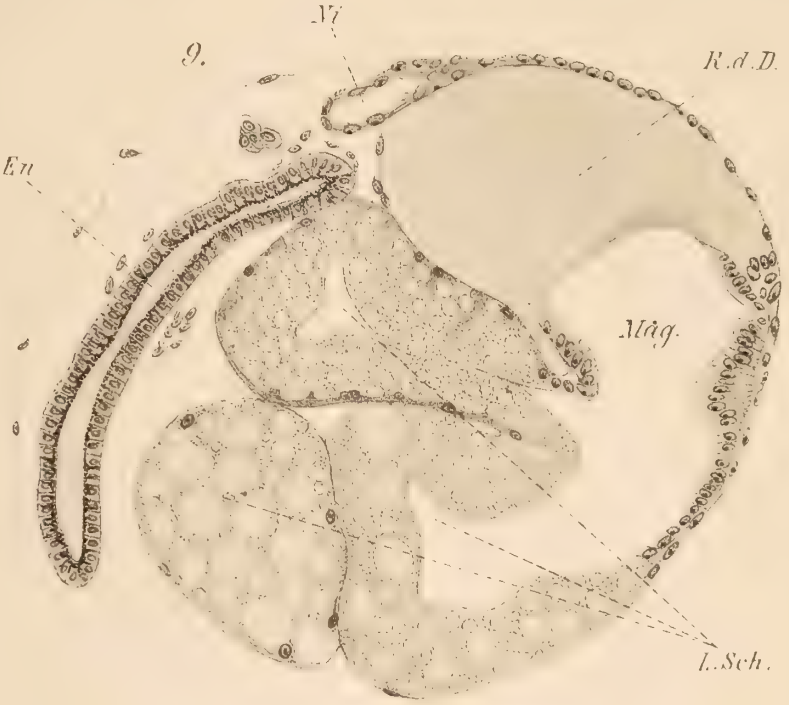


18.

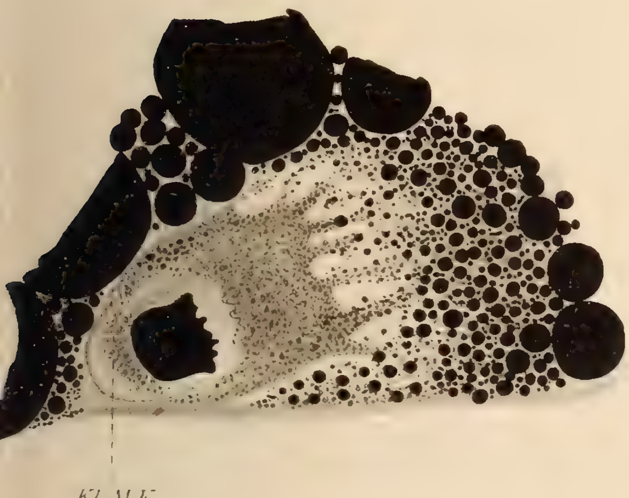




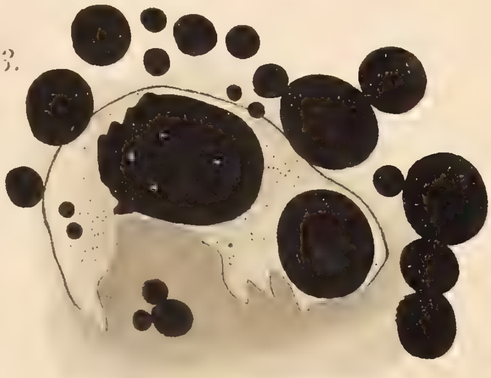
9.


Ni
K.d.D.
En
Mäg.
L.Sch.

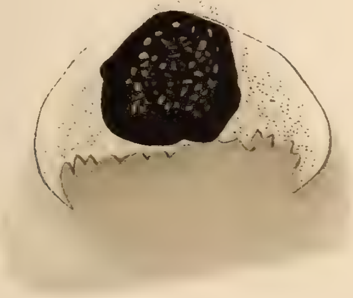
12.



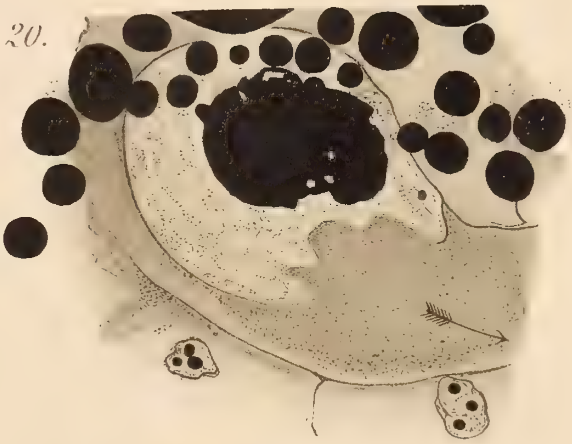
13.



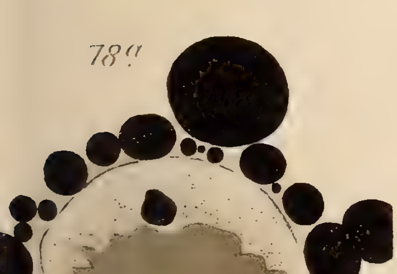
17.



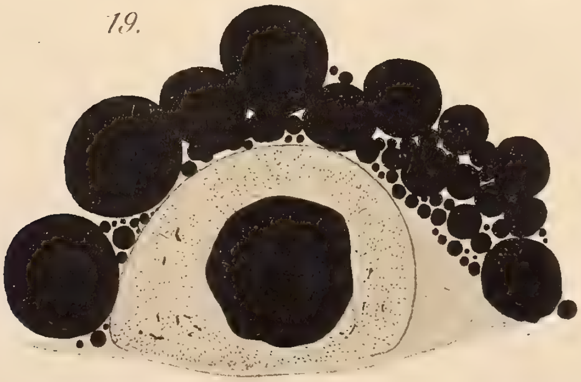
20.



18a.



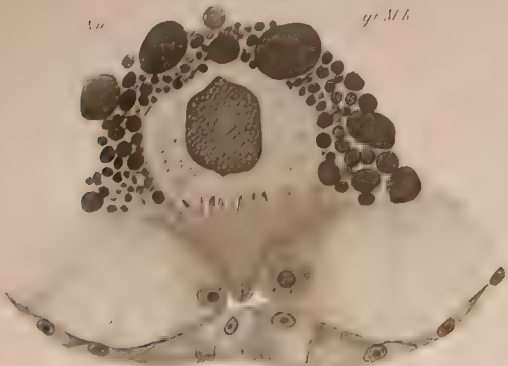
19.



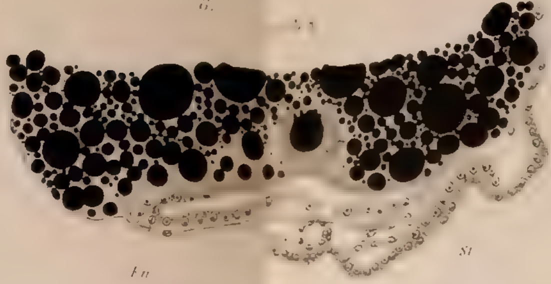
[illegible]

Lith.Anst. [illegible]

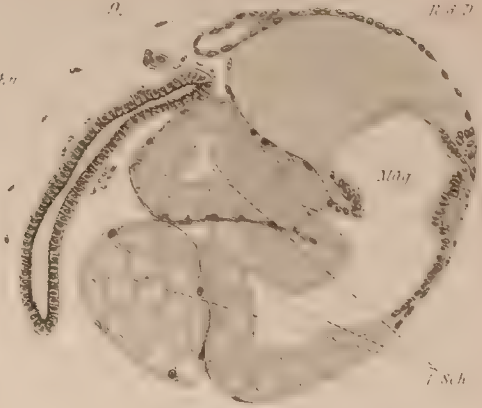
7.



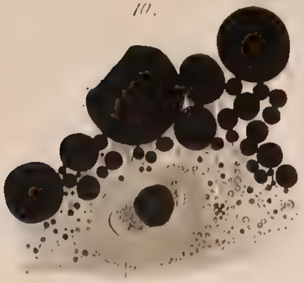
8.



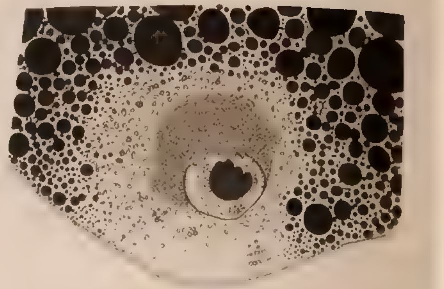
9.



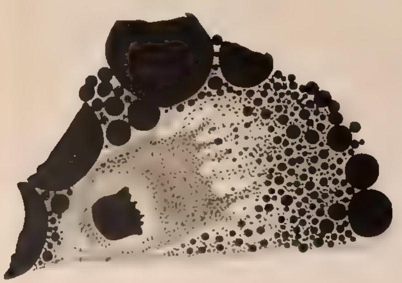
10.



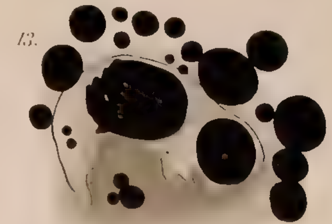
11.



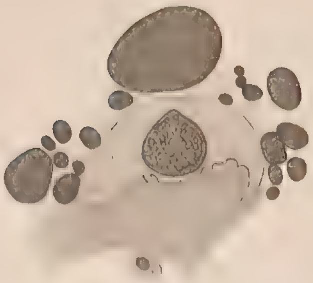
12.



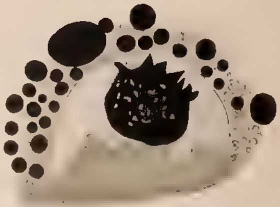
13.



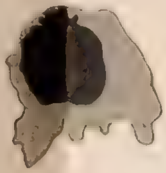
14.



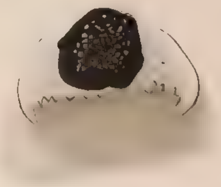
15.



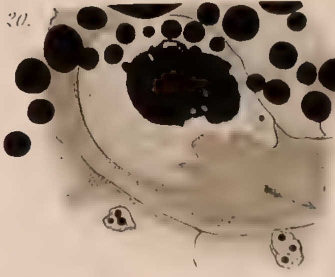
16.



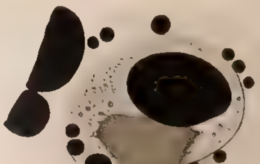
17.



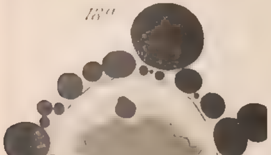
20.



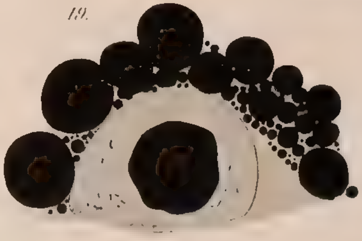
18.



18a.

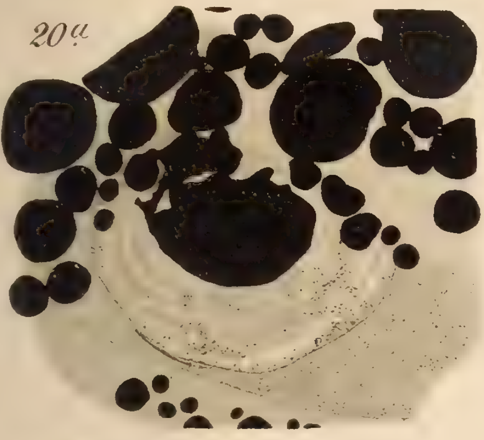


19.

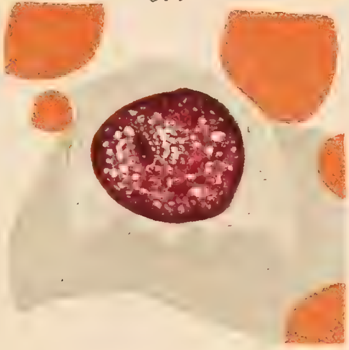


Wilhelm Engelmann

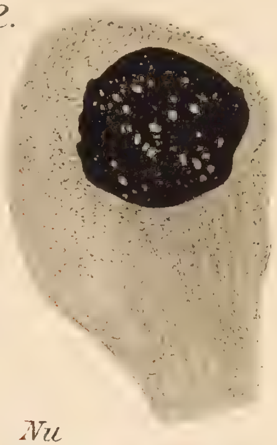
20a.



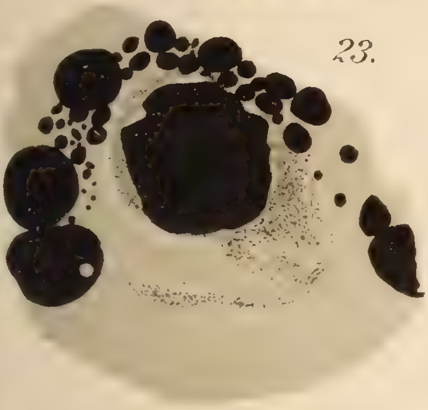
21.



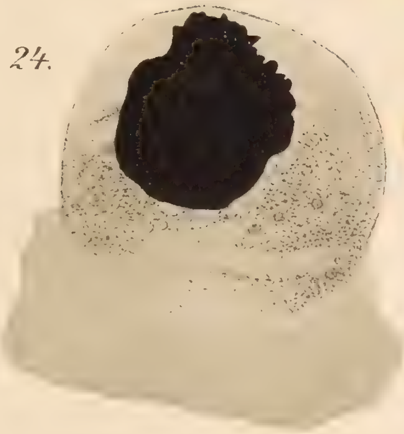
22.



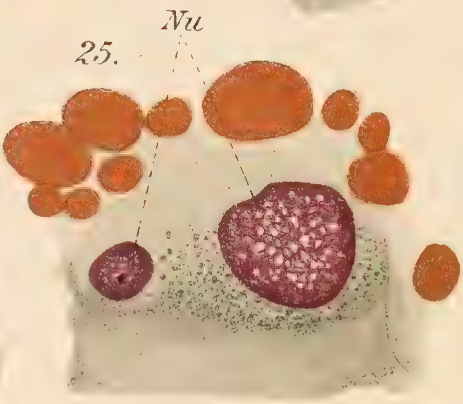
23.



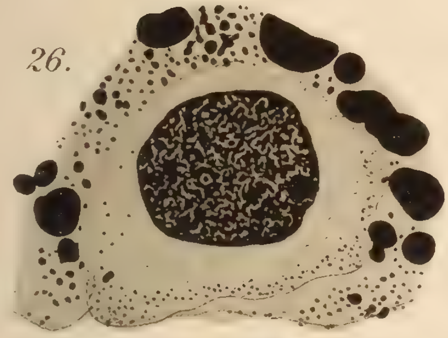
24.



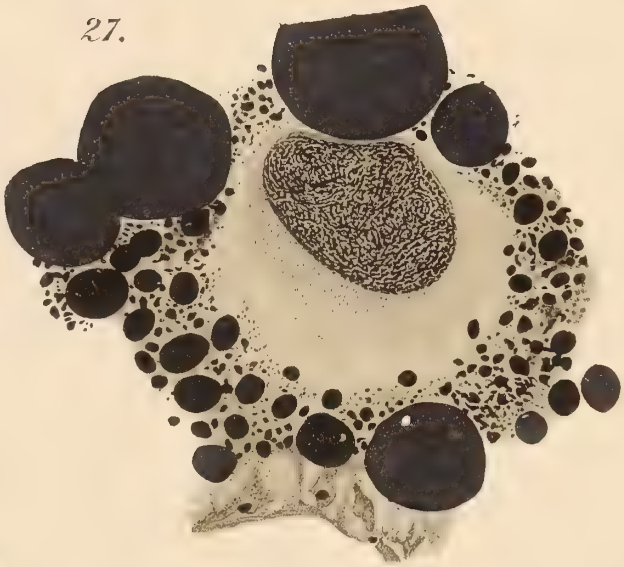
25.



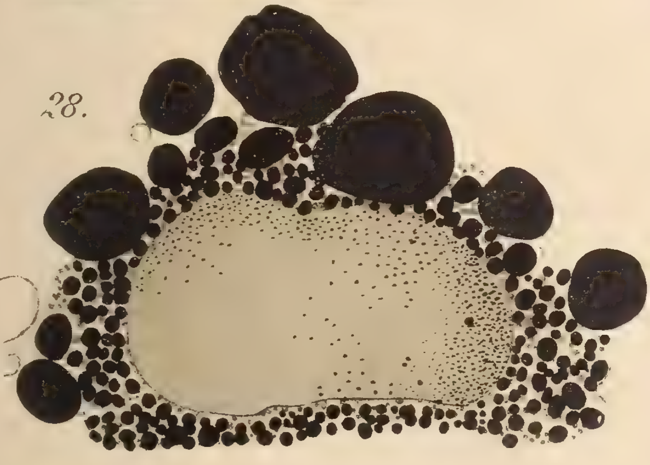
26.



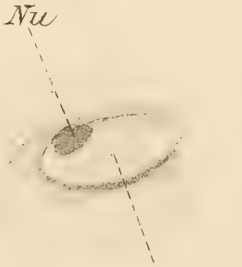
27.



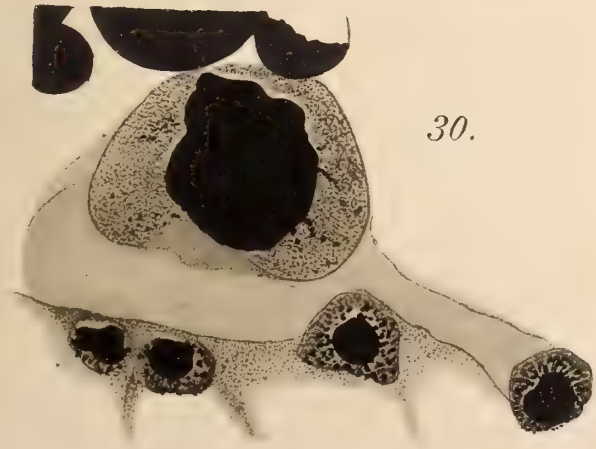
28.



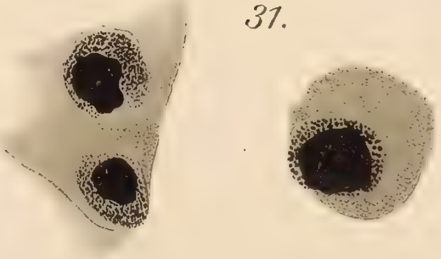
29.



30.



31.



R. W. Hoffmann del.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig. 1.

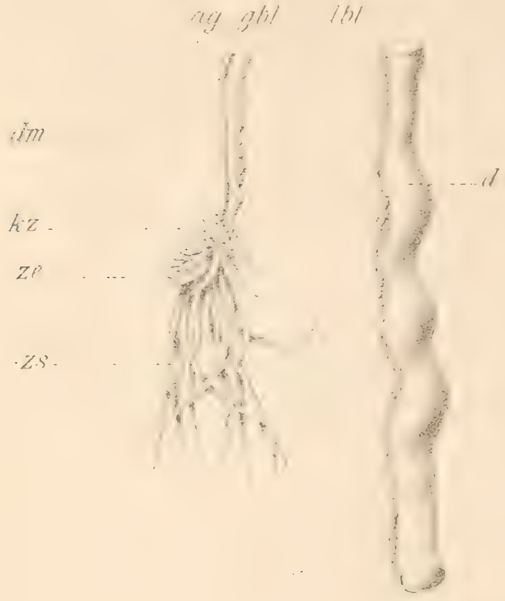

ag
gbl
lbl
dm
kz
ze
zs
d

Fig. 5.

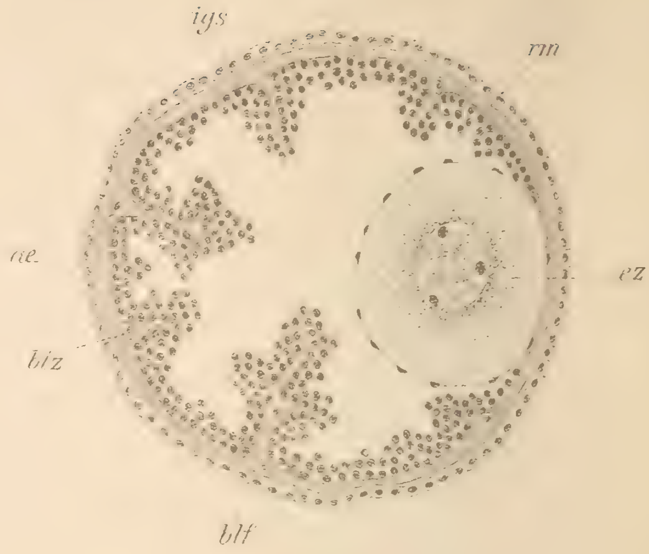

igs
rm
ae
ez
blz
blf

Fig. 4.

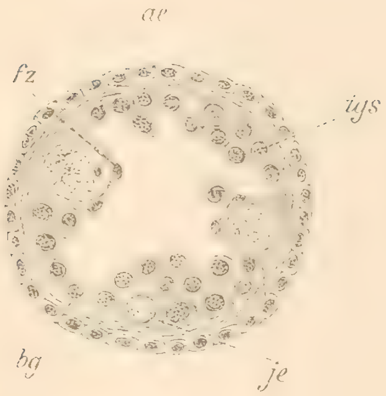

ae
fz
igs
bg
je

Fig. 2.

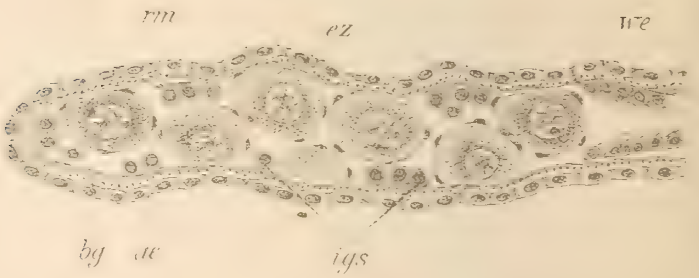

rm
ez
we
bg
ae
igs

Fig. 6.

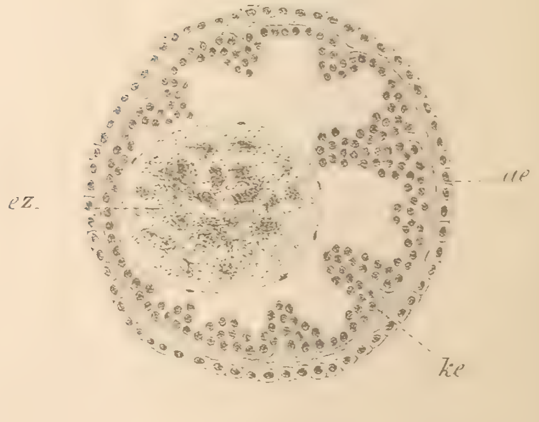


Fig. 3.

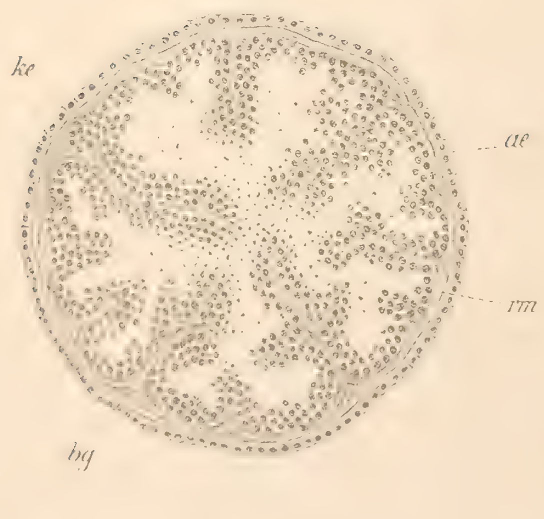
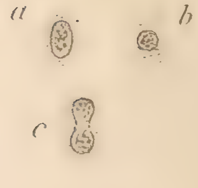


Fig. 7.



Aug. Ackermann gez.

Wilhelm

Fig. 9.

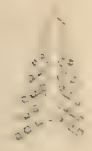


Fig. 10.

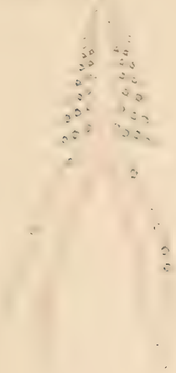


Fig. 11.

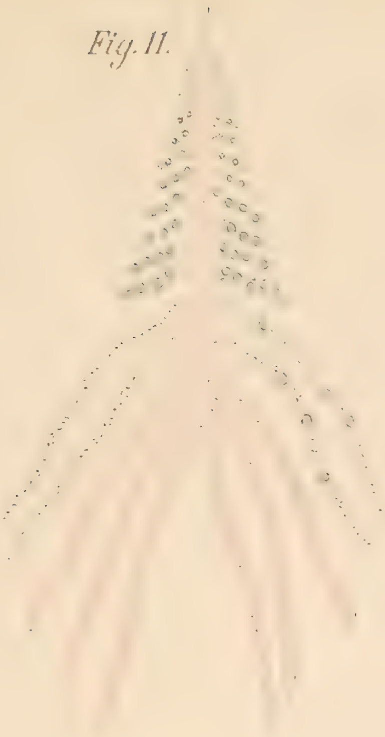


Fig. 12.

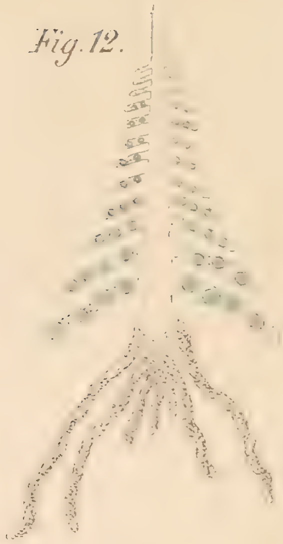


Fig. 15.

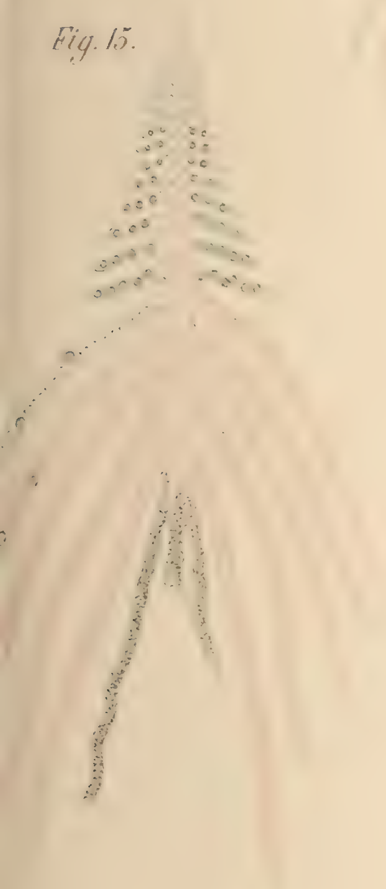


Fig. 13.

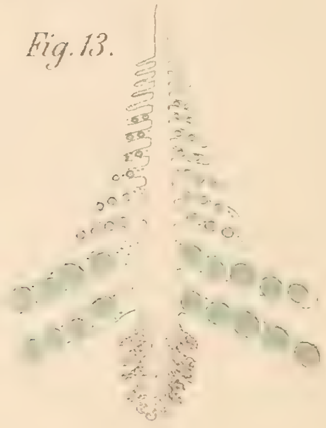


Fig. 14.

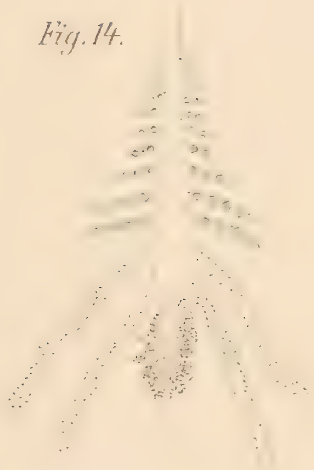
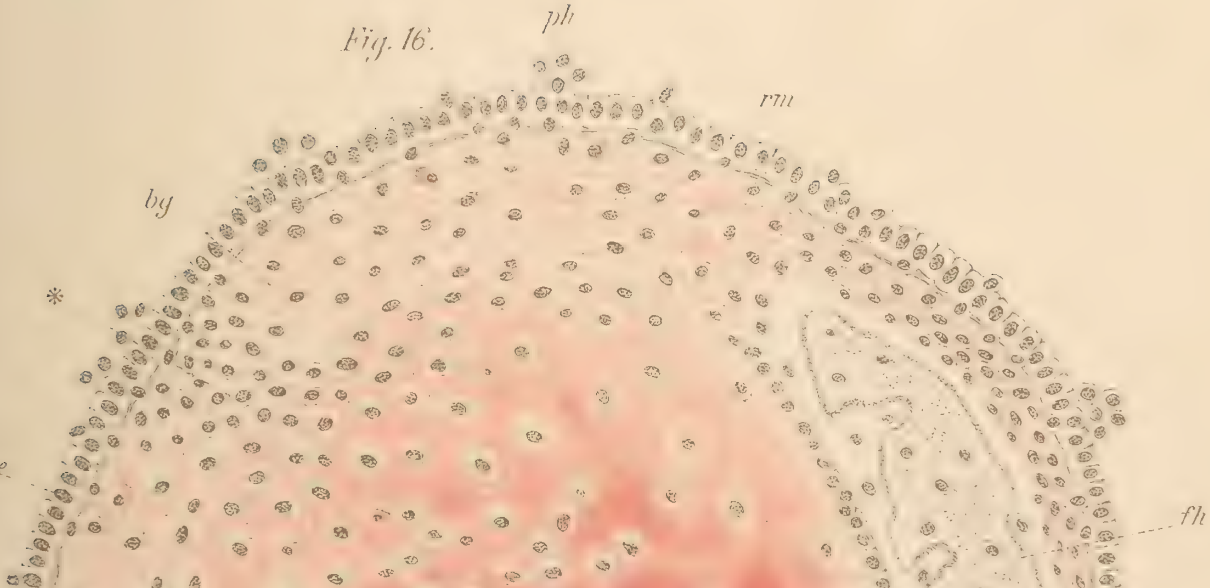


Fig. 16.


ph
rm
bg
*
ae.
fh

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

Fig. 1.

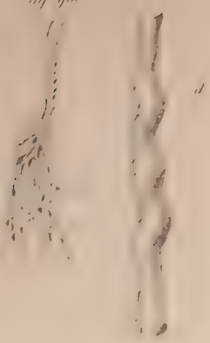

ng
ght
bl
dm
kz
zc
z
d

Fig. 5.

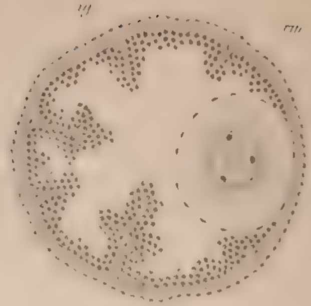

ng
rm
ni
cz
brz
blt

Fig. 4.

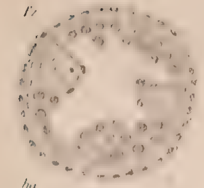

at
fz
ngs
bu
je

Fig. 2.

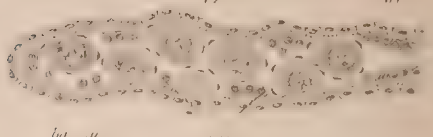

rm
cz
we
bg
at
ngs

Fig. 6.

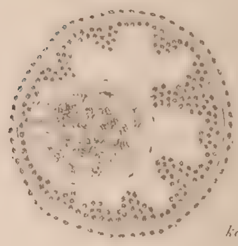


Fig. 3.

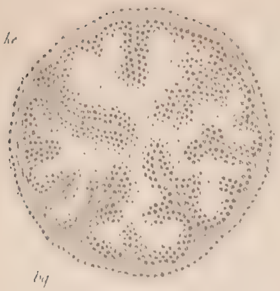


Fig. 7.

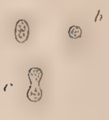


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

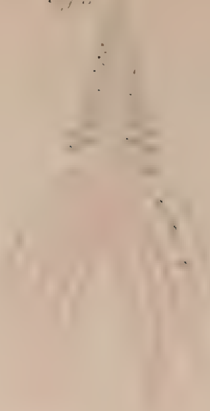


Fig. 12.

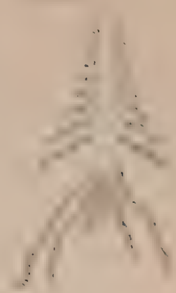


Fig. 15.

Fig. 13.

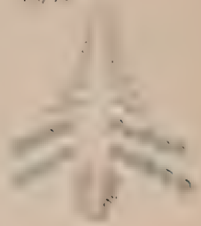
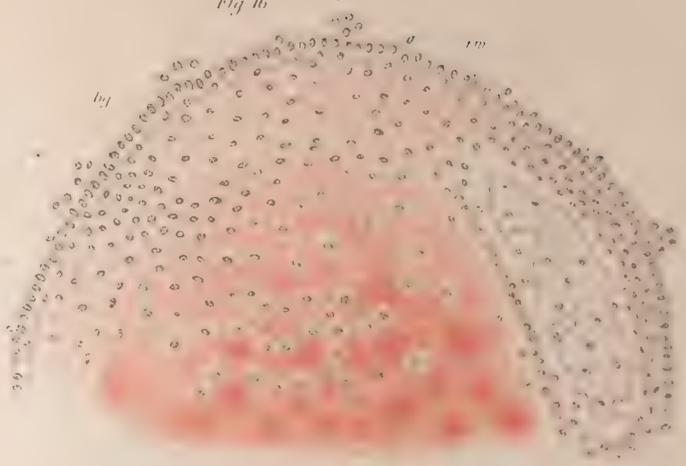


Fig. 14.

Fig. 16.



Ackermann gez.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. [illegible]

590.543

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Zweiundsiebzigster Band

Erstes Heft

Mit 12 Tafeln und 13 Figuren im Text

Smithsonian Ins
JUL 21
National Mus

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1902.

Ausgegeben den 4. Juli 1902.

Inhalt.

Seite

Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration bei Turbellarien. Von **Eugen Schultz**. (Mit Taf. I u. II.) 1

Über specifische Strukturen der nervösen Centralorgane. Von **Em. Rádl**. (Mit Taf. III—V.) 31

Zur Kenntnis der natürlichen Theilung von Chaetogaster diaphanus. Von **Hermann Wetzel**. (Mit Taf. VI u. VII u. 13 Fig. im Text.) . . . 100

Über die oberflächlichen Nervenkerne im Marke der Vögel und Reptilien. Von **A. Kölliker**. (Mit Taf. VIII—XII.) 126

Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte des Polystomum integerrimum Rud. Von **Richard Goldschmidt**. (Mit 11 Figuren im Text.) 180

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung	Die Herausgeber
Wilhelm Engelmann.	**v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

Soeben erschien:

Grundriss
der
Qualitativen Analyse
vom Standpunkte der Lehre von den Ionen
von
Dr. Wilhelm Böttger
Assistent am physikalisch-chemischen Institut der Universität Leipzig.

Mit 10 Figuren, 3 Tabellen und einer Spektraltafel.

gr. 8. 1902. In Leinen gebunden *M* 7.—.

590.543

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet
von
Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**
Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Zweiundsiebzigster Band

Zweites und drittes Heft

Mit 20 Tafeln, 50 Figuren und 3 Schemata im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1902.

Smithsonian Institution
1902

Ausgegeben den 16. September 1902.

Inhalt.

Seite

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. I. Die Entwicklung von Ammothea echinata Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform. Von Johannes Meisenheimer. (Mit Taf. XIII—XVII u. 12 Fig. im Text.) 191

Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Von Joh. Thiele. (Mit Taf. XVIII—XXVII u. 21 Fig. im Text.) 249

Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von Amia und Lepidosteus. Von K. E. Schreiner. (Mit Taf. XXVIII u. XXIX, 17 Fig. u. 3 Schemata im Text.) 467

Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Clepsine. Von Otto Bürger. (Mit Taf. XXX—XXXII.) . . . 525

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung — Die Herausgeber
Wilhelm Engelmann. — **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann in Leipzig.**

Erlebtes und Erstrebtes

von

Carl Gegenbaur.

Mit einem Bildnis des Verfassers.

8. 1901. *M* 2.—; in Leinen geb. *M* 3.—.

590.543

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Zweiundsiebzigster Band

Viertes Heft

Mit 7 Tafeln und 27 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1902.

Smithsonian Institution
172286
OCT 30 1902
National Museum

Ausgegeben den 10. Oktober 1902.

Inhalt.

Seite

Zur Kenntnis der Tricladenaugen und der Anatomie von Polycladus gayi. Von Adele Therese Schmidt. (Mit Taf. XXXIII u. XXXIV.) . . 545

Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. VIII. Weitere Thatsachen. Allgemeines. Von Richard Hesse. (Mit Taf. XXXV u. 7 Figuren im Text.) 565

Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus. Von R. Wolfg. Hoffmann. (Mit Taf. XXXVI—XXXVIII u. 12 Fig. im Text.) 657

Über die Anatomie und Zwittrigkeit der Cucumaria laevigata. Von August Ackermann. (Mit Taf. XXXIX u. 8 Fig. im Text.) 721

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in **Leipzig.**

In Kurzem erscheint:

Lehrbuch der Zoologie.

Von

Alexander Goette,
o. ö. Professor der Zoologie an der Universität Straßburg i. E.

Mit 512 Textfiguren.

gr. 8. Geheftet etwa ℳ 12.—; in Leinen gebunden etwa ℳ 13.—.

913

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01316 6178